MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2022 **N°attribué par la bibliothèque**

|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Sciences écologiques et agronomiques

En contrat Cifre entre le Muséum national d'Histoire naturelle, le Centre national de la recherche scientifique et la Phocéenne de Cosmétique

Présentée et soutenue publiquement par

Camille LACROUX

Le 07 Décembre 2022

Nids de chimpanzés sauvages en Ouganda : confort et/ou automédication ?

Sous la co-direction de **: Sabrina KRIEF, Emmanuelle POUYDEBAT et Sophie DURAND**

Devant le jury composé de **:**

M. HUNT, Kevin D	**Professeur, Université d'Indiana, Bloomington**	**Rapporteur**
M. LITAUDON, Marc	**Ingénieur de Recherche, Institut des Chimie de Substances Naturelles, Gif-sur-Yvette**	**Rapporteur**
M. GUILLOT, Jacques	**Professeur, Ecole vétérinaire ONIRIS, Nantes**	**Président**
M. COSTANTINI, Carlo	**Directeur de Recherche, IRD, Montpellier**	**Examinateur**
Mme HERNADEZ-AGUILAR, Adriana	**Chargée de Recherche, Université d'Oslo, Oslo**	**Examinatrice**
Mme KRIEF, Sabrina	**Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris**	**Co-Directrice**
Mme POUYDEBAT, Emmanuelle	**Directrice de Recherche, Centre national de la recherche scientifique, Paris**	**Co-Directrice**
Mme DURAND, Sophie	**Responsable Scientifique, La Phocéenne de Cosmétique, Salon-de-Provence**	**Co-Directrice**

En présence de **:**

M. RENARD, Eric	**Directeur Général, La Phocéenne de Cosmétique, Salon-de-Provence**	**Membre invité**

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS **1**

INTRODUCTION GENERALE **6**

I) Présentation des chimpanzés **7**
a. Classification, taxonomie, populations et répartition 7
b. Espèce en danger 7
c. Écologie et comportement 8

II) Construction et fonctions du nid **9**
a. Nids dans le règne animal 9
b. Particularités des nids des chimpanzés 10
c. Choix du site de construction de nid par les chimpanzés 11
Type de végétation *11*
Zone d'alimentation *12*
Topographie *12*
d. Fonctions du nid chez les chimpanzés 12
Qualité du sommeil *12*
Protection contre les prédateurs *13*
Thermorégulation *14*
Protection contre les parasites et/ou les pathogènes *15*

III) Nuit : une période clé pour les maladies à transmission vectorielle **16**
a. Présence de moustiques la nuit, un risque de transmission de pathogènes 16
b. Risques associés aux tiques chez les chimpanzés et le comportement d'épouillage 18

IV) Comportement d'automédication chez les primates **19**
a. "Pharmacognosie" de plantes ingérées chez les chimpanzés 19
b. Exemples d'usages externes de plantes médicinales chez les primates 20

V) Choix de l'arbre lors de la fabrication du nid chez les chimpanzés **21**
a. Sélectivité des espèces végétales universellement présentes chez les chimpanzés 21
b. Choix de plantes afin d'éviter les contacts avec les arthropodes, les parasites et/ou les agents pathogènes 23
c. Choix d'une structure confortable et stable pour dormir 24
d. Questions et hypothèses de recherche 24

VI) Matériels et méthodes généraux **25**
a. Site d'étude : la zone de Sebitoli, au sein du parc national de Kibale en Ouganda 25
b. Population d'étude : la communauté de chimpanzés sauvages de Sebitoli 29

VII) Plan et enjeux de la thèse **31**
a. Plan de thèse 31
b. Enjeux pour l'entreprise impliquée dans cette thèse CIFRE 31

CHAPITRE 1 . DESCRIPTION DE LA CONSTRUCTION DE NID A SEBITOLI.....33

I) Collecte de données sur la construction de nid.....34
a. Collecte de données de long terme.....34
b. Mesures effectuées lors des missions sur le terrain.....35
c. Analyse statistique.....36

II) Résultats et discussion : le comportement de construction de nid et leur structure à Sebitoli.....36
a. Nids avec plusieurs espèces végétales.....37
b. Réutilisation d'un ancien nid.....37
c. Durée et temps associés au comportement de construction du nid.....38
Effet de la saison et des conditions météorologiques.....39
Effet du sexe de l'individu.....41
Effet de l'âge de l'individu.....42
Effet de l'œstrus de la femelle.....42
Effet de la présence d'un enfant non sevré.....42
d. Taille du groupe pour la nuit.....43
Effet de la saison et des conditions météorologiques.....43
Effet de l'œstrus de la femelle.....43

III) Caractéristiques physiques de l'arbre et du nid.....44
a. Hauteur du nid dans l'arbre.....44
Effet de la saison et des conditions météorologique.....45
Effet du sexe de l'individu.....45
Effet de l'âge de l'individu.....46
Effet de l'œstrus de la femelle.....46
b. Hauteur de l'arbre.....49
c. Diamètre de l'arbre (DBH).....49
d. Caractéristiques physiques du nid.....50
Effet de la saison et des conditions météorologiques.....51
Effet du sexe de l'individu.....51
Effet de l'âge de l'individu.....52

III) Choix de l'espèce d'arbre à Sebitoli.....52
a. Estimation de la sélectivité des espèces d'arbres utilisées.....52
Sélectivité des espèces d'arbres dans l'habitat.....52
Sélectivité des espèces d'arbres dans les sites de nids.....54
b. Résultats de deux jeux de données.....54
Sélectivité des espèces d'arbres dans l'habitat.....56
Sélectivité des espèces d'arbres dans les sites de nids.....57
c. Sélectivité des espèces par rapport aux autres communautés.....60
d. Sélectivité des espèces d'arbres utilisées.....65
Effet de la saison.....65
Effet du sexe de l'individu.....67
Effet de l'âge de l'individu.....67
Effet de l'individu.....68

IV) Choix du site de nids à Sebitoli.....72
a. Répartition des sites de nids sur l'habitat.....73
Effet de l'espèce d'arbre.....73
Effet de la saison.....74

Effet de l'individu ... *75*
b. Eloignement à un point d'eau (rivière ou marécage) ... 78
Effet de la saison et des conditions météorologiques ... *78*
c. Altitude ... 78
Effet de la saison et des conditions météorologiques ... *78*
d. Topographie et exposition ... 78
Effet de la saison et des conditions météorologiques ... *79*

CHAPITRE 2 . DISTRIBUTION DES VECTEURS A SEBITOLI ... 82

I) Capture de moustiques dans la zone de Sebitoli : une étude préliminaire ... 83
Introduction ... 83
Saison et météo ... *84*
Moment de la journée et phase de la lune ... *84*
Altitude ... *85*
Répartition verticale ... *85*
Hôtes ... *85*
Matériels et méthodes ... 86
Site d'étude et comportement de construction de nid des chimpanzés ... *86*
Collecte et tri des moustiques ... *86*
Analyse des données ... *88*
Résultats ... 89
Discussion et perspectives ... 93

II) Article : Diversity of ticks and tick-borne pathogens in Ugandan chimpanzee habitat ... 98
Introduction ... 101
Materials and methods ... 103
Study site ... *103*
Sampling design and collection of ticks ... *103*
Tick storage and identification ... *104*
Detection of tick-borne pathogens ... *104*
Data analysis ... *106*
Results ... 107
Occurrence of tick species ... *107*
Tick-borne pathogen identification ... *108*
Environmental determinants of tick and pathogens abundance ... *110*
Tick-borne pathogen phylogenetic analysis ... *111*
Discussion ... 114
Conclusion ... 118

CHAPITRE 3 . PROPRIÉTÉS MÉDICINALES DES ESPÈCES D'ARBRES ... 134

Article: Ethnomedical uses and bioactive properties of wild chimpanzees nesting trees: a review of the case study of Sebitoli chimpanzees in Uganda ... 135
Introduction ... 141
Determination and description of the tree species chosen for nesting by the Sebitoli chimpanzee community in Uganda and the abundant plant species in their habitat ... 143
Ethnomedicinal and bioactive properties of tree species used by wild chimpanzees to build their nest habitat ... 145

Diospyros abyssinica (Hiern) F.White (28 % nesting trees) ... *145*
Strombosia scheffleri Engl. (19 % nesting trees) ... *146*
Vepris nobilis (Delile) Mziray (9 % nesting trees) ... *147*
Lepisanthes senegalensis (Poir.) Leenh. (7 % nesting trees) ... *149*
Turraeanthus africanus (Welw. ex C.DC.) Pellegr. (6 % nesting trees) ... *150*
Croton megalocarpus Hutch. (4 % nesting trees) ... *151*
Celtis gomphophylla Baker (3 % nesting trees) ... *153*
Olea welwitschii (Knobl.) Gilg & G.Schellenb. (2 % nesting trees) ... *153*
Eucalyptus grandis W.Hill ex Maiden (2 % nesting trees) ... *154*
Noronhia africana (Knobl.) Hong-Wa & Besnard (2 % nesting trees) ... *156*
Ethnomedicinal and bioactive properties of tree species not used by chimpanzees for nesting but abundant in their habitat ... 156
Carapa grandiflora Sprague (6th in the habitat) ... *156*
Uvariopsis congensis Robyns & Ghesq. (8th in the habitat) ... *156*
Trilepisium madagascariense DC. (10th in the habitat) ... *157*
Neoboutonia macrocalyx Pax (12th in the habitat) ... *158*
Tabernaemontana pachysiphon Stapf (13th in the habitat) ... *159*
Newtonia buchananii (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique (14th in the habitat) ... *160*
Euadenia eminens Hook.fil. (15th in the habitat) ... *160*
Celtis africana Burm.fil. (16th in the habitat) ... *161*
Chrysophyllum albidum G.Don (20th in the habitat) ... *162*
Alangium chinense (Lour.) Harms (21st in the habitat) ... *163*
Comparative ethnomedicinal and bioactive properties of tree species used to build nest by Sebitoli chimpanzees and abundant in their habitat ... 164
Conclusion ... 170

CHAPITRE 4 . COMMENT LES CHIMPANZÉS SÉLECTIONNENT LES ESPÈCES D'ARBRES POUR LEUR NIDS ? ... **216**

I) Article: Repellent activity against *Anopheles gambiae* of the leaves of nesting trees in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park, Uganda ... **217**
Background ... 219
Methods ... 221
Study site—nesting behaviour ... *221*
Essential oils and hydrolats ... *222*
Mosquitoes ... *222*
Bioassays ... *223*
Data analysis ... *225*
Results ... 225
Nesting preference ... *225*
Yield of the extraction ... *226*
Results of the bioassays ... *228*
Discussion ... 231
Conclusion ... 233

II) Article: Do chimpanzees select nesting trees for mechanical and/or chemical comfort? ... **243**
Introduction ... 246
Results ... 247
Foliar density ... *247*
Foliar unit shape and size ... *248*
Branch rigidity ... *248*

Chimpanzee nesting tree selectivity ... *249*
Discussion ... 251
Methods ... 253
Study site – Nesting behavior ... *253*
Leaves and branches collection and characterization ... *254*
Data analysis ... *255*

Perspectives ... **260**

DISCUSSION GENERALE ... **264**

I) Dormir tranquille en forêt tropicale : où et comment chaque chimpanzé construit son nid ? ... **267**
a. Effet de la météo et de la présence des moustiques sur la construction des nids et le choix du site ... 268
Durée et temps associés au comportement de construction de nid ... *268*
Taille du groupe ... *269*
Hauteur du nid ... *269*
Caractéristiques physiques de l'arbre ... *270*
Caractéristiques physiques du nid ... *271*
Choix du site de nids ... *271*
b. Effet du sexe de l'individu sur la construction des nids et le choix du site ... 272
Durée et temps associés au comportement de construction de nid ... *272*
Taille du groupe ... *273*
Hauteur du nid ... *273*
Caractéristiques physiques de l'arbre ... *274*
Caractéristiques physiques du nid ... *274*
Choix du site de nids ... *274*
c. Effet de l'âge de l'individu sur la construction des nids ... 275
Durée, temps et caractéristiques physiques associés au comportement de construction de nid ... *275*
Hauteur du nid ... *276*

II) Caractéristiques participant à la sélectivité des espèces d'arbres pour les nids chez les chimpanzés de Sebitoli ... **276**
a. Stabilité et variabilité de la sélectivité des espèces d'arbres ... 276
b. Propriétés biochimiques expliquant partiellement la sélectivité, besoin d'études complémentaires ... 278
c. Propriétés mécaniques expliquant la majorité de la sélectivité ... 280

III) Sélectivité des espèces d'arbres : écologique ou culturelle ? ... **283**
a. Apprentissage du comportement de construction de nid chez les chimpanzés ... 283
b. Comparaison avec la sélectivité d'autres communautés de chimpanzés ... 284
c. Comparaison avec les nids d'autres grands singes ... 287

IV) Perspectives appliquées et fondamentales de cette thèse ... **289**
a. Identification des vecteurs à Sebitoli, risque possible pour la faune et les humains ... 289
b. Intégration dans le mouvement de la bio-inspiration et des solutions fondées sur la nature : découverte d'huiles essentielles prometteuses pour les humains ... 291
c. Perspectives pour les villageois voisins du parc ... 292

BIBLIOGRAPHIE 294

ANNEXES 315

Article: Chimpanzees nocturnal activities at the interface forests-croplands.....315

LISTE DES TABLES :

Tableau 0-1 Espèces de mammifères de grande et moyenne taille enregistrées à Sebitoli.....26
Tableau 0-2 Liste des individus identifiés à Sebitoli. 29
Tableau 1-1 Répartition des nids observés à Sebitoli avec les données de longs termes et de missions. 36
Tableau 1-2 Hauteur du nid moyenne et caractéristiques de l'arbre dans la littérature pour les chimpanzés.....47
Tableau 1-3 Caractéristiques du nid des chimpanzés dans la littérature. 51
Tableau 1-4 Nombre de nids par espèce d'arbre selon deux jeux de données. 55
Tableau 1-5 Nombre d'arbres par espèce selon les sites de nids et les parcelles dans l'habitat des chimpanzés.....58
Tableau 1-6 Indice de sélection (ω) des 15 espèces d'arbres les plus utilisées sur deux périodes de collecte des nids.....59
Tableau 1-7 Sélectivité des espèces d'arbres dans la littérature.....62
Tableau 1-8 Nombre d'espèces d'arbres différentes dans le répertoire des individus (N > 25 nids) et les trois espèces les plus utilisées.....69
Tableau 1-9 Aires et périmètres des espèces d'arbres utilisées pour faire les nids sur le territoire des chimpanzés. 73
Tableau 1-10 Aires et périmètres des sites de nids sur le territoire des chimpanzés en fonction des saisons.....74
Tableau 1-11 Aires et périmètres des sites de nids sur le territoire des chimpanzés par individus (N > 25 nids).....76
Tableau 2-1 Abondance relative des moustiques en général et des anophèles sur trois sites de collecte au sein du parc national de Kibale.....90
Tableau 2-2 Nombre moyen de moustiques collectés dans chaque piège selon la saison et résultat du t-test. 90
Tableau 2-3 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction du type d'espèce d'arbre où le piège a été posé et résultat du t-test. 90
Tableau 2-4 Résultats du GLM sur le nombre de moustiques collectés, de femelles et d'anophèles femelles dans les sites. 91
Tableau 2-5 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de l'altitude du site et résultat du t-test. 92
Tableau 2-6 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de l'espèce d'arbre où le piège a été posé et résultat de l'anova. 92
Tableau 2-7 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de la hauteur du piège et résultat du t-test. 93
Table 2-8 Number of ticks identified according to their life stage, their sex and the sites of collection.....107
Table 2-9 Results of the GLM on the number of all ticks collected.....110
Table 3-1 List of the 20 species investigated for the bibliographical search according to their preferential use to nest and their abundance in the habitat. 144
Table 3-2 Ethnomedicinal uses of *Diospyros abyssinica* leaves and bark.....146

Table 3-3 Bioactive properties of *Diospyros abyssinica* leaves and bark. 146
Table 3-4 Ethnomedicinal uses of *Strombosia scheffleri* leaves and bark.....147
Table 3-5 Bioactive properties of *Strombosia scheffleri* leaves and bark.....147
Table 3-6 Ethnomedicinal uses of *Vepris nobilis* leaves and bark. 148
Table 3-7 Bioactive properties of *Vepris nobilis* leaves and bark. 149
Table 3-8 Ethnomedicinal uses of *Lepisanthes senegalensis* leaves and bark. 150
Table 3-9 Bioactive properties of *Lepisanthes senegalensis* leaves and bark.....150
Table 3-10 Ethnomedicinal uses of Turraeanthus africanus leaves and bark. 151
Table 3-11 Bioactive properties of *Turraeanthus africanus* leaves and bark. 151
Table 3-12 Ethnomedicinal uses of *Croton megalocarpus* leaves and bark. 152
Table 3-13 Bioactive properties of *Croton megalocarpus* leaves and bark. 152
Table 3-14 Ethnomedicinal uses of *Celtis gomphophylla* leaves. 153
Table 3-15 Bioactive properties of *Celtis gomphophylla* leaves and bark. 153
Table 3-16 Ethnomedicinal uses of *Olea welwitschii* leaves. 154
Table 3-17 Bioactive properties of *Olea welwitschii* leaves. 154
Table 3-18 Ethnomedicinal uses of *Eucalyptus grandis* leaves and bark. 155
Table 3-19 Bioactive properties of *Eucalyptus grandis* leaves and bark.....155
Table 3-20 Bioactive properties of *Noronhia africana* leaves and bark.....156
Table 3-21 Bioactive properties of *Uvariopsis congensis* leaves and bark. 157
Table 3-22 Ethnomedicinal uses of *Trilepisium madagascariense* leaves and bark. 157
Table 3-23 Bioactive properties of *Trilepisium madagascariense* leaves and bark. 158
Table 3-24 Ethnomedicinal uses of *Neoboutonia macrocalyx* leaves and bark. 158
Table 3-25 Bioactive properties of *Neoboutonia macrocalyx* leaves and bark. 159
Table 3-26 Ethnomedicinal uses of *Tabernaemontana pachysiphon* leaves and bark. 159
Table 3-27 Bioactive properties of *Tabernaemontana pachysiphon* leaves and bark. 160
Table 3-28 Ethnomedicinal uses of *Newtonia buchananii* bark.....160
Table 3-29 Bioactive properties of *Newtonia buchananii* leaves. 160
Table 3-30 Ethnomedicinal uses of *Euadenia eminens* leaves and bark. 161
Table 3-31 Bioactive properties of *Euadenia eminens* leaves and bark. 161
Table 3-32 Ethnomedicinal uses of *Celtis africana* leaves and bark.....161
Table 3-33 Bioactive properties of *Celtis africana* leaves and bark. 162
Table 3-34 Ethnomedicinal uses of *Chrysophyllum albidum* leaves and bark.....162
Table 3-35 Bioactive properties of *Chrysophyllum albidum* leaves and bark. 163
Table 3-36 Ethnomedicinal uses of *Alangium chinense* leaves and bark. 163
Table 3-37 Bioactive properties of *Alangium chinense* leaves. 164
Tableau 4-1 Nesting use, natural occurrence and essential oil collected from the 20 species investigated. 227
Tableau 4-2 Bioassays results with Abbot's correction of the 20 tree species. 228
Tableau 4-3 Description of the mechanical and chemical properties of 20 tree species occurring in Sebitoli chimpanzee habitat.....251
Tableau 4-4 Liste des composés identifiés dans les échantillons de feuilles (F) et hydrolat (H) dans les 20 espèces d'arbres étudiées. 262

LISTE DES FIGURES :

Figure 0-1 Répartition du genre *Pan* avec les quatre sous-espèces de chimpanzés et les bonobos (Sesink Clee et al., 2015). 7
Figure 0-2 Carte du site de recherche anthropisé de Sebitoli dans le parc national de Kibale, en Ouganda. 28
Figure 0-3 Moyenne mensuelle de la température et des précipitations sur la période 2010-2020 à partir d'une station météorologique près de Sebitoli. 29
Figure 1-1 Photos illustrant l'index de gonflement ano-génital. 34
Figure 1-2 Heure et durée du comportement associé aux nids. 39
Figure 1-3 Heures de construction, de réveil et de départ du nid selon la température ou l'humidité relative de la journée. 41
Figure 1-4 Histogramme des hauteurs de nids observées à Sebitoli. 45
Figure 1-5 Recensement des arbres réalisé à travers des parcelles distribuées sur l'habitat des chimpanzés de Sebitoli (Bortolamiol et al., 2013). 53
Figure 1-6 Sélectivité des espèces d'arbres pour les nids de la période 2017-2019. 56
Figure 1-7 Sélectivité des espèces d'arbres pour les nids de la période 2016-2021. 57
Figure 1-8 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction des saisons. 65
Figure 1-9 Distribution sur la période d'étude du nombre de nids construits par les 10 premières espèces d'arbres utilisées pour les nids en fonction des saisons. 66
Figure 1-10 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction du sexe de l'individu. 67
Figure 1-11 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction de la catégorie d'âge principal de l'individu lors de la période d'étude. 68
Figure 1-12 Nombre de nids construits dans des espèces différentes en fonction du nombre de nids observés par individus. 70
Figure 1-13 Analyse en Composantes Principales montrant les associations de 13 espèces d'arbres majoritairement utilisées par les individus (N > 25 nids) avec lien d'apparentement. 71
Figure 1-14 Analyse en Composantes Principales montrant les associations de 13 espèces d'arbres majoritairement utilisées par les individus avec lien d'apparentement en excluant les arbres où des chimpanzés ont dormi à plusieurs dedans. 72
Figure 1-15 Carte de la répartition des espèces d'arbres, *Vepris nobilis* (à gauche) et UNK.1 (à droite), utilisées pour faire les nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli. 74
Figure 1-16 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli en fonction de la saison sèche (à gauche) et de la saison des pluies (à droite). 75
Figure 1-17 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli pour les sub-adultes mâles KB (à gauche), PR (à droite). 75
Figure 1-18 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli pour les adultes femelles GB (à gauche) et GL (à droite). 77
Figure 1-19. Carte du centroïde des nids par individus selon leur sexe (à gauche) et boite à moustaches de la distance du centroïde des nids d'un individu par rapport à celui de la communauté (à droite). 77

Figure 2-1 Carte des pièges à moustiques mis en place dans l'habitat de Sebitoli. 86
Figure 2-2 Photo d'un piège à moustiques posé sur le terrain. 87
Figure 2-3 Processus d'identification des moustiques pour déterminer le sexe et distinguer les anophèles (Jean-Charles Gantier, communication personnelle). 88
Figure 2-4 Ticks collections across the Sebitoli chimpanzee habitat with the total number of ticks collected weekly in the eight studied sites, ticks collected at nesting sites and on team members. 104
Figure 2-5 Weekly representation of meteorological factors (A) and ticks stage abundance (B) in sites across the Sebitoli chimpanzee project inside the Kibale National Park, Uganda. 108
Figure 2-6 Tick-borne pathogens found in ticks according to their genus. 109
Figure 2-7 Influence of temperature [°C] on the mean number of ticks in sites across the Sebitoli chimpanzees habitat. 110
Figure 2-8 Piroplasmid phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on 18S rDNA nucleotide sequences (350 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Babesia*, *Theileria*, *Hemolivia* and *Hepatozoon* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree). 112
Figure 2-9 *Borrelia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on *flaB* nucleotide sequences (438 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Borrelia* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree). 112
Figure 2-10 *Cryptoplasma* and *Ehrilichia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on 16S rDNA nucleotide sequences (1148 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: K2+G), including representative *Cryptoplasma*, *Ehrilichia*, *Anaplasma* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree). 113
Figure 2-11 *Rickettsia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on *glta* nucleotide sequences (589 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Rickettsia* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree). 114
Figure 3-1 Barplot of the number of medicinal conditions treated per tree. 164
Figure 3-2 Barplot of the number of medicinal conditions treated per part of the plant according to the type of trees. 165
Figure 3-3 Barplot of the number of medicinal conditions treated per disorders according to the type of trees. 166
Figure 3-4 Barplot of the number bio activities per tree. 167
Figure 3-5 Barplot of the number bio activities per part of the plant according to the type of trees. 168
Figure 3-6 Linear regressions of the number bio activities compared to the number of medicinal uses in leaves according to the type of trees. 169
Figure 4-1 Nest tree selectivity. 226
Figure 4-2 Boxplot of mosquitoes escaped percentage in spatial repellency assay per concentration according to tree category. 230

Figure 4-3 Violin boxplot of distance between foliar units (a) and area of foliar units (b)...247
Figure 4-4 PCA on shape variation with visualization of extreme shape for the two first axis (a) PCA on form variation with foliar form unit per species in the box (b). 248
Figure 4-5 Linear regression of rigidity per branches diameter according to each branch response to the test: bending (a), breaking (b) and not breaking (c). 249
Figure 4-6 PCA of quantitative variables to quantify and visualize chimpanzee tree selectivity. 250
Figure 4-7 Chromatogrammes des composés identifiés dans les feuilles sèches (à gauche) et l'hydrolat (à droite) d'*Eucalyptus grandis*.....261

REMERCIEMENTS

J’adresse tout d’abord mes plus sincères remerciements aux membres de mon jury qui ont accepté d’évaluer mon travail. Je remercie mes rapporteurs, le Pr. Kevin D. Hunt (Université d’Indiana de Bloomington) et le Dr. Marc Litaudon (Institut des Chimie de Substances Naturelles de Gif-sur-Yvette). Je remercie mes examinateurs, le Pr. Jacques Guillot (Ecole vétérinaire d’Oniris à Nantes), le Dr. Carlo Costantini (IRD de Montpellier) et la Dr. Adriana Hernandez-Aguilar (Université d’Oslo).

J’adresse de sincères remerciements aux institutions et organismes qui, par leur appui technique et financier, m’ont permis de réaliser mes recherches : le Muséum National d’Histoire Naturelle, le Centre National de la Recherche Scientifique, la Phocéenne de Cosmétique, l’Agence National pour la Recherche et la Technologie, le Projet pour la Conservation des Grands Singes, le Sebitoli Chimpanzee Project, le Fond Français pour l’Environnement Mondial, l’Uganda Wildlife Authority, l’Uganda National Concil of Science and Technologie, l’ambassade d’Ouganda en France et l’ambassade de France en Ouganda.

J’adresse ma plus profonde gratitude à ma co-directrice de thèse Sabrina Krief pour son accompagnement, sa persévérance, et de m’avoir tant inspiré et poussé à aller toujours plus loin. Un énorme merci de m’avoir donné la chance d’accomplir un rêve d’enfant et de m’avoir autorisé à aller sur le terrain pour rencontrer ces incroyables chimpanzés de Sebitoli.

J’adresse aussi ma plus profonde gratitude à ma co-directrice de thèse Emmanuelle Pouydebat pour son écoute, son optimisme et sa bienveillance. Un grand merci d’avoir cru en moi dès le début et d’avoir permis que j’obtienne mon stage de Master 2, des bénévolats et surtout décrocher ma thèse.

Je remercie chaleureusement ma co-directrice Sophie Durand pour sa gentillesse, sa rigueur et sa confiance tout au long de cette thèse.

J’adresse ma profonde gratitude à Eric Renard (co-fondateur et directeur de La Phocéenne de Cosmétique) pour ses valeurs humaines, son accompagnement et son ouverture d’esprit. Merci d’avoir accepté et permis ce projet de recherche audacieux et merci de m’avoir intégré au sein des bureaux de son entreprise à Epone.

Je remercie l’école doctorale 227 ainsi que les membres de mon comité de thèse, de m’avoir accompagnée lors de ces années de travail. Merci à Shelly Masi (maître de conférences et primatologue au MNHN, UMR 7206) pour ses remarques pertinentes et sa prise de hauteur sur le sujet. Merci à Stéphane Douady (directeur de recherche et physicien à l’Université Paris-Diderot) pour son aide cruciale sur la partie biomécanique du projet. Merci à Jacques Guillot (professeur et parasitologue à Ecole vétérinaire de Nantes) pour sa curiosité et sa rigueur. Merci à Sylvie Le Bomin (maîtresse de conférences au MNHN, UMR 7206) pour son intérêt pour le sujet.

Je remercie l'UMR 7206 « Eco-Anthropologie » du MHNH sous la direction d'Evelyne Heyer, plus particulièrement l'équipe « Interactions Primates et Environnement » pour l'accueil chaleureux de chacun, les échanges scientifiques et humains que nous avons pu avoir. Un immense merci à la souriante Taouès Lahrem et à Florence Loiseau pour leur travail si précieux, leur disponibilité et leur patience face à mes difficultés administratives.

Je remercie l'UMR 7179 « Mécanismes Adaptatifs et Evolution » du CNRS/MNHN sous la direction de Fabienne Aujard, plus particulièrement à l'équipe FUNEVOL pour la chance donnée. Un grand merci à Anthony Herrel et Anick Abourachid pour le stage de Master 2 et d'initiation à la recherche qui m'ont été confiés et m'ont permis d'entrer dans le monde de la recherche. Un merci plus particulier à Maxime Taverne et Anne-Claire Fabre pour leur bonne humeur, leur soutien et leur aide scientifique précieuse pendant mon Master 2.

Je remercie les nombreux laboratoires qui m'ont accueilli dans le cadre de cette thèse pour toute l'aide qu'ils ont apportée à ce projet pluridisciplinaire qui aurait été impossible sans leur expertise.

Je remercie Farid Chemat et son étudiant Harish Karthikeyan Ravi de GREEN Extraction de l'Université d'Avignon pour leur professionnalisme et leur aide lors de l'hydrodistillation des feuilles.

Je remercie Xavier Fernandez et toute son équipe étudiante, en particulier Grace Brown et Djallel Mansouri de l'équipe du Métabolome et Valorisation de la Biodiversité Végétal de l'Institut de Chimie de Nice pour leur impressionnant travail sur la composition des plantes.

Je remercie toute l'équipe MIVEGEC de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Montpellier pour son expertise sur plusieurs des sujets que j'ai traités. Je remercie toute l'équipe pour leur accueil, l'écoute, les conseils et l'attention qu'ils m'ont témoignés pendant les huit semaines que j'ai passé avec eux. Je remercie Fabrice Chandre d'avoir permis ma venue et pour son expertise sur le projet des tests répulsifs avec les moustiques. Je souhaite remercier tout particulièrement Marie Rossignol pour sa patience, sa bienveillance, sa disponibilité et son aide inestimable pendant les tests de répulsivité contre les moustiques. Un énorme merci à Carol Ginibre pour son incroyable professionnalisme et pour avoir réussi à me fournir un nombre gigantesque de moustiques en un temps record et avec le sourire. Je remercie Olivier Duron pour sa bienveillance, son expertise et son implication sur le projet des tiques. Je remercie aussi ses deux étudiants Marye Buysse et Rachid Koual pour m'avoir initié au lavage et au découpage de tiques dans la bonne humeur, ainsi que pour leur énorme travail qui a permis une jolie valorisation des collections de tiques. Un grand merci à Nil Rahola pour sa sympathie et pour m'avoir apporté de l'aide dans pas un mais deux domaines grâce à son expertise double sur les moustiques et les tiques.
Je remercie Sarah Bonnet de Pasteur pour son esprit, son expertise et son implication sur le projet tiques. Je remercie aussi sa collaboratrice Sabine Rakotobe de l'équipe de Biologie Moléculaire et Immunologie Parasitaires de l'ANSES à Maisons-Alfort pour sa joie de vivre, sa conversation, sa bienveillance et son aide lors des premières identifications de tiques.

Je remercie chaleureusement Jean-Charles Gantier pour son expertise, sa patience, son trait d'humour, son humilité et nos discussions lors des journées d'identification des moustiques. Je

remercie sincèrement toute l'équipe d'Arbovirus et Insectes Vecteurs à Pasteur de toujours nous avoir accueillis avec un sourire, un petit-déjeuner et quelque chose à célébrer.

I would like to thank the entire team of the Sebitoli Chimpanzee Project, which is at the heart of this work. Thanks to the directors and founders Sabrina and Jean-Michel Krief for welcoming me in this peaceful and quiet space in the middle of the forest. I would like to thank all the field assistants for making my fieldwork so pleasant. A huge thank to my main sidekick John "Kakonge" who accompanied me the most, I remember his friendship, his humor, his laughter, his presence that were a huge comfort during my months in the field. A big thank to DJ Charles Twsige with whom I worked during a few missions, I remember his friendship, his kindness, his shyness and his even-temperedness which was very appreciated during the work. A thank to the camera trap team Daniela Zainabu Birungi, "little" Robert Asimwe and "big" Robert Nyakahuma for their laughter, their attention and their listening. A huge thank to the chimpanzee tracking team for teaching me the basics of Rutooro, how to listen to the forest, how to be patient, how to track chimpanzees (I'm still a huge novice in how to interpret vegetation folding) and for their indispensable daily work. Specifically, thanks to Emmanuel Balinda for his wisdom, John Koojo for his support, Wilson Muzahura for his conversation, Nelson (chairman) Tugume for his dance steps, Abraham (Ibra) Nyakana for his discreet smile, Deogratius Kiomuhangi for his curiosity, Joseph Alinaitwe for heated debates, and Edward Kalyegira for his calm. Thanks to the anti-poaching team Clovice Alikonyera and Philip Musinguzi. A thank to the unforgettable "Sulaiti" Gabriel Tusabe for his loyalty and never-ending fascination with wildlife. Thanks to all the managers I met: Nelson Fawoh for his bonhomie and culinary gifts, John-Paul Okimat for his protectiveness and wise feedback as co-authors (my best wishes for his thesis), Alfred Aleeje for his musical taste, sympathy, and wise feedback as co-authors (my best wishes for his thesis), and Harold Rugonge for his curiosity and kindness.
I would also like to thank Alan Tulip for his warm welcome at his Kahangi Estate during the hydrodistillation of essential oil from fresh leaves: thank for the funny anecdotes, the good tea, the Indian food and for his kindness in general.

Je remercie chaleureusement l'ensemble de la Phocéenne de Cosmétique et tous ceux que j'ai pu côtoyer pendant ces 3 années et ces 3 séminaires. Merci particulièrement aux services qui m'ont hébergé chaleureusement en garde alternée. Merci au service « appro » Rachid Elasri, Jessica Zorzi, Guillaume Leblanc, Ludivine Luciani, Antoine Arnoux et Ying Noblecourt. Merci au service « comm » Jean-Phillipe Simonard, Amandine Munos, Chloé Munoz, Eva Beyze, Lucas Lecoq, Léa de Oliviera, Muge Hezer. Merci à tous les autres avec qui j'ai partagé un repas ou une conversation. Petite dédicace à tous ces merveilleux animaux non-humains aussi présents à Epone : chevaux, ânes, moutons, chèvres, oies et feu les poules pour leur présence réconfortante et attendrissante.

Tout d'abord un énorme merci à Chloé Couturier et Julie Bonnald Baer pour leur soutien si précieux à la fois mental et scientifique, je le dis encore : merci ! Un grand merci aux étudiants qui m'ont aidé dans ma recherche : Loïc Sauvadet, Eurydice Peti-Jean et Aubane Renard. Un grand merci à Claire Auger pour son énergie sans faille, son volontarisme et son aide pour la

traduction. Un merci à Benjamin Robira pour son incroyable gentillesse, humilité, et avec qui c'est toujours un plaisir de travailler. Je remercie Salomé Strauch, Margaux Bieuville, Caroline Gérard, Karl Zeller, Alain Woodey et les autres supers doctorants et étudiants que j'ai rencontrés au Musée de l'Homme pour les moments de convivialité. Je remercie Julie Soppelsa pour sa gentillesse lors de mes passages aux Jardins des plantes.

Merci à toutes mes chères amies Lauriane Le Cocq pour sa présence (quasi sans failles, excepté le CM1 et le CM2...) pendant 26 ans impossible à résumer, « Marquise » Eva Cordesse pour son amitié très précieuse à mes yeux, Mélanie Quartier pour son écoute, sa motivation (à continuer de proposer des événements et d'organiser ceux de tous) : merci à elles trois pour les discussions et le soutien. Merci à mes confidents réguliers Marc Stojanovic-Stevanovic pour tes anecdotes incroyables, ton rire inimitable et ton écoute, Gabrielle Fourcade pour ta passion, ton hospitalité et nos discussions. Merci à tous mes amis pour m'avoir permis de vivre mieux cette thèse en me permettant de m'aérer la tête régulièrement. Merci aux amis conflanais Coralie Dodds, Simon Desfontaines, Ségolène Farrault, Hugo et Amélie Lemoine Harbers, Igor Ramage, Maud Sturler, Alicia Ferreira, Christelle Rault, Léo Barassin, Manon Coléou, Hugo Le Fur, Alwine Morel, Damien Délouès, Clément Fouché, Alexandre Augé, Sullivan De philippis, le fifou Stéphane Louisa pour les soirées, les danses, les week-ends, les rires et de me laisser gagner (parfois mais pas assez souvent). Merci à mes amies d'enfance Audrey Thémé pour nos soirées rares mais précieuses, Nehnée Diallo pour nos appels et nos discussions (mes meilleurs vœux pour ta carrière) et Julie Surée pour nos entrevues régulières et qui me sont chères. Merci à mon ami Pierre Lovergne pour son écoute, sa présence au fil des années et nos soirées. Merci à mes amis d'école d'agro Camille Belmin « S », Louise Fouqueau, Léopoldine Grau Tissier, Paul Frémont et Pierre Bataille pour le lien que nous maintenons ; Guillaume Morel, Tiphaine Aurejac, Nassim Farah, Robinson Babonneau, et tous les autres que je revois occasionnellement avec toujours autant de plaisir. Merci à mes copines de prépa Natasha Smadja, Mathilde Bézart, Sophie Geneviève pour les soirées que nous arrivons encore à faire. Merci à Harmonie Klein pour nos discussions et d'avoir égayer toutes mes conventions de primatologie (je te souhaite le meilleur pour ta nouvelle thèse). Merci à mes copines colocs Fanny Meunier et Agathe Trap de partager des soirées autour d'un jeu (sauf le Skidjo) ou d'un film.

Merci à ma famille proche et éloignée. Merci à la famille Buisson. Je souhaite remercier particulièrement mon beau-frère Damien Doually pour son humour et ses anecdotes, ma belle-sœur Mél(yssa) Bolduc pour sa bonne humeur contagieuse et ses petites attentions, ma sœur Claire pour son humour pointu, ses idées et son esprit de famille, mon frère Thomas pour sa disponibilité, sa réactivité et son écoute, ma mère Catherine pour son côté maternel indiscutable, pour supporter mon mauvais caractère et toujours être là quand on en a besoin. Et enfin une énorme pensée pour mon père qui j'espère, aurait été fier de moi.

Merci à Nam pour tout, son amour, sa présence, son écoute, son soutien, ses attentions et ses talents de cuisinier. Merci de m'avoir soutenu et aidé particulièrement pendant les dernières semaines qui étaient assez intenses.

Je n’oublie pas les protagonistes sans qui tout cela n’aurait jamais eu lieu, ce sont eux les premiers motivateurs et les plus forts : les primates ... et pas n’importe lesquels mais les chimpanzés de Sebitoli ! Je les ai découverts à distance en étudiant de nombreuses vidéos prises par des caméra-pièges. Puis, j’ai eu l’honneur de les observer dans leur habitat. Parfois discrets et insaisissables, aucune rencontre n’était acquise et toutes les observations étaient savourées.



INTRODUCTION GENERALE

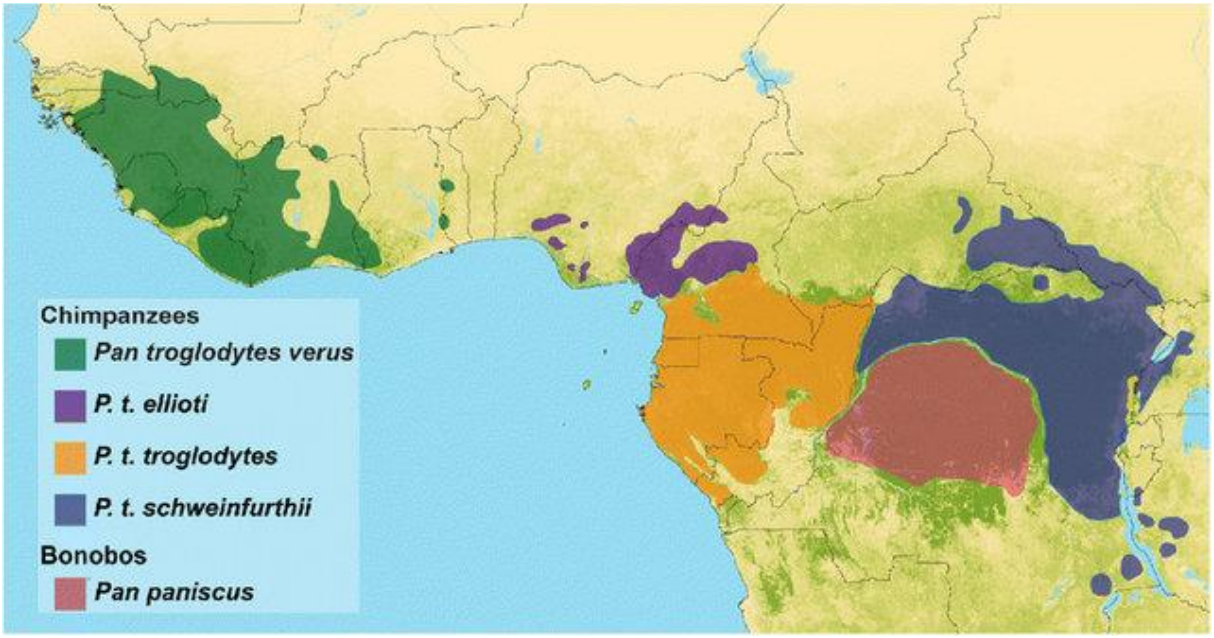


I) Présentation des chimpanzés

a. Classification, taxonomie, populations et répartition

Le chimpanzé (*Pan troglodytes*) est un primate appartenant à la famille des grands singes (*Hominidae*) qui comprend les bonobos (*Pan paniscus*) et les gorilles (*Gorilla gorilla* et *Gorilla beringei*), qui vivent en Afrique, ainsi que les orangs-outans en Asie (*Pongo abelli*, *Pongo pygmaeus* et *Pongo tapaniuliensis*) et les humains (*Homo sapiens*) (Miles & Annan, 2005). Le chimpanzé ayant un génome similaire à plus de 98% à celui des humains, est notre plus proche parent (Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005). Le rapport de l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature) de 2016 donne une estimation de la population pour chacune des quatre sous-espèces reconnues. La plus importante est *P. t. schweinfurthii* représentée par une population estimée entre 181 000 et 256 000 individus. Ensuite, on dénombre environ 140 000 *P. t. troglodytes*, et entre 18 000 et 65 000 *P. t. verus*. Enfin, *P. t. ellioti* est la sous-espèce la moins représentée avec à peine 9 000 individus (Humle et al., 2016). L'aire de répartition des chimpanzés s'étend sur 2,6 millions de km² et traverse 21 pays d'Afrique sub-saharienne (Figure 0-1).

Figure 0-1 Répartition du genre *Pan* avec les quatre sous-espèces de chimpanzés et les bonobos (Sesink Clee et al., 2015).



b. Espèce en danger

Considérés comme « vulnérables » jusqu'en 1994, les chimpanzés ont été déclarés en 1996 « en danger » sur la liste rouge de l'UICN, statut qu'ils conservent encore aujourd'hui. Cette liste est composée de huit catégories allant de « préoccupation mineure » à « en danger critique » jusqu'à « éteinte au niveau mondial ». Les chimpanzés font partie des 75% de primates non humains en déclin, sous la pression de menaces émanant principalement de l'activité humaine (Estrada et al., 2017; Humle et al., 2016). La cause majeure est la perte d'habitat naturel due à l'expansion des territoires anthropiques utilisés pour les cultures agricoles (Estrada et al., 2017). La conversion de ces territoires en terres agricoles a ainsi de nombreuses conséquences sur la faune locale telles que la fragmentation de leur territoire, l'exposition aux pesticides, la transmission de zoonoses ou encore l'augmentation du braconnage (Krief et al., 2017). L'étude d'individus appartenant à une espèce « en danger » d'extinction, comme *P. troglodytes*, implique des règles de précaution à respecter afin d'éviter de la mettre encore plus en danger (Williamson & Macfie, 2014), et de minimiser les perturbations ou le stress (Krief, Huffman, et al., 2005). De plus, une meilleure compréhension de cette espèce peut contribuer à sa conservation et à celle de son habitat -la forêt tropicale principalement- qui héberge une biodiversité très riche.

c. Écologie et comportement

Les chimpanzés occupent des habitats forestiers divers, allant des forêts tropicales sempervirentes aux forêts plus ouvertes et aux savanes arborées mais également aux zones cultivées par les humains. On les trouve dans les régions de plaine et de montagne, à des altitudes allant de 0 à 2 600 mètres (Humle et al., 2016; Oates, 2006). Ils vivent en groupes sociaux permanents appelés communautés de moins de 20 individus (Bossou, Guinée) jusqu'à plus de 150 individus (Ngogo, Ouganda). Au sein de ces communautés, les chimpanzés forment de petits groupes suivant une dynamique de fission-fusion. Il s'agit d'associations temporaires entre plusieurs individus, dont la taille, la densité et la distribution sur le domaine vital varient au cours de la journée en fonction de nombreuses variables dont la disponibilité en fruits (N. Itoh & Nishida, 2007) et la présence de femelles en œstrus (Anderson et al., 2002), deux facteurs favorisant le rassemblement en grands groupes. En effet, les individus femelles ont un cycle de reproduction d'environ 36 jours, au cours duquel la production d'œstrogènes entraîne une tumescence de la zone périnéale (i.e. œstrus) indiquant la proceptivité et qui attire les mâles (Yerkes & Elder, 1936). Les chimpanzés ont un régime omnivore à dominante frugivore. Ils se

nourrissent principalement de fruits, de fleurs et de graines, mais aussi des jeunes feuilles et parfois de champignons, de racines, de miel, d'insectes et aussi de petits mammifères comme des primates qu'ils chassent le plus souvent en groupe (Miles & Annan, 2005). Ils peuvent utiliser divers objets de leur environnement comme des outils, généralement pour accéder à la nourriture, mais aussi dans un contexte social, sexuel ou de soin corporel (McGrew, 2010). Ces utilisations d'outils font partie des comportements culturels observés chez les chimpanzés c'est-à-dire ne dépendant ni de l'environnement ni de la génétique, appris et transmis socialement, et chaque communauté possède son propre répertoire de compétences en matière d'utilisation d'outils mais également en terme de comportements non matériels (Whiten et al., 1999).

En raison de la richesse de leur écologie et de leur comportement et de ces traditions qui font la singularité de chaque communauté, l'étude des chimpanzés demande de prendre en considération précisément les individus, les communautés, les sous-espèces et les types d'environnement, permettant ainsi de documenter leur variabilité et ensuite d'en faire une sorte d'ethnographie (McGrew, 2010). Ainsi dans cette thèse, un comportement particulier des individus d'une communauté précise sera étudié, à savoir le comportement de fabrication de nid dans la communauté de Sebitoli au Nord du parc national de Kibale en Ouganda. Les données analysées et nos résultats ne pourront être considérés comme représentatifs de l'espèce mais documenteront sa diversité comportementale.

II) Construction et fonctions du nid

a. Nids dans le règne animal

Le terme "nid" est très répandu dans l'étude du règne animal. Majoritairement destiné aux oiseaux, il est également utilisé chez les mammifères, les amphibiens, les poissons, les reptiles et les insectes (Deméré et al., 2002). Cependant, sa structure, sa fonction ou le temps passé dedans peuvent être très différents d'une espèce à l'autre. De nombreuses formes existent et de nombreux matériaux peuvent être utilisés, qu'il s'agisse de boue (Rowley, 1969), de plantes (Collias & Collias, 2014) ou des débris de matériaux fabriqués par les humains tel du papier aluminium, du plastique et des morceaux de vêtements (Jagiello et al., 2019). Le nid peut être utilisé de quelques fois par an à plusieurs heures par jour. Certains ont une durée d'existence courte et d'autres sont améliorés de génération en génération comme chez l'oiseau de l'espèce Républicain social (*Philetairus socius*) (Maclean, 1973). Il peut désigner strictement un point

fixe qui accueille des œufs et des jeunes (Hediger, 1977), mais le concept a depuis été étendu à une construction solide ou une excavation dans un matériau solide où vivent des animaux (McGlynn, 2012). Cette complexité sous-jacente au mot pourrait expliquer pourquoi il est difficile de trouver une définition incluant tous les types de nids. L'université de Cambridge propose "une structure construite par les oiseaux ou les insectes pour y laisser leurs œufs afin qu'ils se développent, et par certains autres animaux pour y donner naissance ou y vivre" (Cambridge University Press, n.d.).

b. Particularités des nids des chimpanzés

Chaque nuit, comme tous les grands singes, les chimpanzés dorment dans un nid. Il s'agit d'une construction complexe où les individus entrelacent des branches ou des tiges et du feuillage. Durant la construction, ils maintiennent le matériau en place en se tenant debout ou en s'asseyant dessus pour former une structure circulaire d'environ un mètre de diamètre (Goodall, 1962; Koops et al., 2007). Nissen (1931) a été le premier à décrire cette structure comme un "nest" (nid) dans une étude de terrain. Ce terme a été utilisé et popularisé par la suite, bien qu'il ait été décrié par de nombreux auteurs. En effet, même si ces nids, semblent analogues aux grands nids d'oiseaux, à bien des égards ils ne correspondent pas à la définition stricte et initiale d'un «point fixe» puisque les chimpanzés changent leur emplacement de nid presque chaque nuit. De plus, en général, ils ne s'y nourrissent pas, ne s'y reproduisent pas, n'y stockent pas de ressources, n'y vivent pas et n'y élèvent pas de jeunes (Groves & Sabater Pi, 1985; Hediger, 1977; McGrew, 1992; Thorén et al., 2010). Ils ne l'utilisent que pour dormir ou se reposer (J. R. Anderson, 1984) et peuvent y passer jusqu'à 12 heures (Lodwick et al., 2004). Au final, les nids des grands singes sont fonctionnellement plus proches des lits humains que des nids des autres espèces (Fruth & Hohmann, 1996; Videan, 2006a). Des chercheurs ont de fait proposé des terminologies alternatives, les qualifiant de "beds" (Hiraiwa-Hasegawa, 2013), de "sleeping platforms" (Goodall, 1962; McGrew, 1992) ou de "shelters" (McGrew, 2021; Stewart, 2011b). Néanmoins, dans ce manuscrit, je continuerai à utiliser le terme de nid, en raison de son utilisation courante et de certaines caractéristiques similaires qu'ils partagent avec d'autres nids comme par exemple, les matériaux impliqués dans leur construction et la forme circulaire et creuse.

Les chimpanzés construisent le plus souvent leur nid en hauteur dans un arbre, mais il peut aussi être au sol (Fruth & Hohmann, 1996). Les enfants partagent le nid de leur mère jusqu'à leur sevrage, vers l'âge de trois à cinq ans, parfois même quand la mère a un autre jeune

enfant (Stewart, 2011b). Ensuite, la mère finit parfois par les empêcher d'entrer dans son nid, les poussant à le construire eux-mêmes à proximité (Goodall, 1962). Occasionnellement, des « nids de jour » peuvent être construits principalement pour se reposer ou chiquer, mais l'épouillage, la copulation ou le jeu peuvent également y avoir lieu (Fruth et al., 2018). La structure de ces "nids de jour" est généralement moins complexe c'est-à-dire que moins de branches sont incorporées et moins de tiges et feuillages sont utilisés pour le revêtement (Brownlow et al., 2001; Plumptre & Reynolds, 1997). Dans 4 à 11,4% des nids (de nuit) dans les communautés étudiées, les chimpanzés utilisent un ancien nid auquel ils ajoutent de nouvelles branches (McCarthy et al., 2017; Plumptre & Reynolds, 1997; Stewart, 2011b). Pendant la nuit, les individus peuvent quitter un nid et en construire un autre, mais les raisons de ce changement restent incomprises même si un niveau de confort potentiellement insuffisant a été avancé (J. R. Anderson, 2000; Goodall, 1962). Il a été estimé qu'au cours d'une vie, un individu peut construire plus de 19 000 nids (Fruth & Hohmann, 1994), ce qui fait de ce comportement la forme la plus répandue d'habileté matérielle chez les chimpanzés et les autres grands singes.

c. Choix du site de construction de nid par les chimpanzés

Les nids ne semblent pas être répartis au hasard dans l'habitat des chimpanzés et de nombreuses études ont tenté d'expliquer ce que peuvent être des sites de construction de nid appropriés :

Type de végétation

Des études portant sur plusieurs communautés de chimpanzés ont révélé la présence d'un plus grand nombre de nids dans certains types de végétation de leur environnement comme les zones boisées (Baldwin, 1979; Hernandez-Aguilar, 2009; Ndiaye et al., 2018; Nishida, 1989; Ogawa et al., 2007; Suzuki, 1969), les forêts galeries (Baldwin et al., 1981, 1982; Pruetz et al., 2002) ou les forêts primaires (J. R. Anderson et al., 1983; Barca et al., 2018; Fotang et al., 2021; Koops et al., 2012; Tutin & Fernandez, 1984). Toutefois, le suivi des chimpanzés montre qu'il n'y a pas de preuves solides attestant que les individus se rendent délibérément dans ces zones dans le seul but d'y passer la nuit (Baldwin et al., 1982; Goodall, 1962, 1965).

Zone d'alimentation

Il a été suggéré que les chimpanzés construisent leurs nids dans des zones où de nombreux fruits sont disponibles (Chitayat et al., 2021; Furuichi & Hashimoto, 2004). En particulier, ils semblent dormir près de leur dernière source de nourriture de l'après-midi, bien qu'ils puissent parfois parcourir plus d'un kilomètre avant de faire leur nid (Goodall, 1965). Janmaat et ses collègues (2014) ont même noté que les nids peuvent être construits dans la direction des sites ayant des fruits (quand ils sont disponibles) où ils se nourriront le lendemain matin.

Topographie

De nombreuses études ont observé que les chimpanzés semblent construire leurs nids davantage sur des pentes pour la sous-espèce *P.t. verus* (Baldwin, 1979; Granier et al., 2014), *P.t ellioti* (Dutton et al., 2017; Kamgang et al., 2018) *et P.t schweinfuthii* (Chitayat et al., 2021; Hakizimana et al., 2015; Hernandez-Aguilar, 2009; Hernandez-Aguilar et al., 2013; Ogawa et al., 2014; Suzuki, 1969), une communauté de cette dernière sous-espèce privilégie aussi des lignes de crêtes (Furuichi & Hashimoto, 2004). Ainsi, les chimpanzés sont plus hauts, (1) ce qui peut réduire le risque de prédation terrestre car ce type topographique peut être sous-optimal pour la chasse puisque les prédateurs comme le lion et le léopard y sont plus visibles et que la densité d'artiodactyles, leurs proies préférées, y est plus faible (Hernandez-Aguilar, 2009), (2) augmenter la portée des vocalisations facilitant la communication avec d'autres chimpanzés (Piel & Moore, 2007 cited in Hernandez-Aguilar, 2009), (3) offrir une meilleure vue pour détecter les dangers (Furuichi & Hashimoto, 2004; Ogawa et al., 2014) (4) éviter les mouches tsé-tsé, qui sont moins fréquentes sur les pentes, probablement en raison des vents orographiques (flux de vent causé, affecté ou influencé par la montagne) (Hernandez-Aguilar, 2009). Ce comportement est renforcé dans certaines zones ayant une forte présence/activité humaine. En effet, ils choisissent des sites à l'écart des activités humaines (Fotang et al., 2021; Njukang et al., 2019; Tagg & Willie, 2013) et sur des pentes plus raides (Abwe & Morgan, 2008; Chitayat et al., 2021; Fotang et al., 2021; Hakizimana et al., 2015).

d. Fonctions du nid chez les chimpanzés

Qualité du sommeil

La fonction première du nid est sans doute de fournir une plateforme sûre pour le sommeil (Fruth & Hohmann, 1996; Sabater Pi et al., 1997). C'est cette capacité à dormir en toute sécurité et confortablement dans une position allongée détendue qui serait à l'origine d'un

"saut cognitif" chez les grands singes (Fruth & Hohmann, 1996). En effet, Fruth and Hohmann, (1996) émettent l'hypothèse qu'avec l'amélioration de la sécurité pendant le sommeil, le besoin de vigilance diminue ce qui augmente le temps passé en sommeil paradoxal. Ce type de sommeil aussi appelé actif, favorise la consolidation de la mémoire, le développement cérébral et neuromusculaire (Libourel & Herrel, 2016). Ainsi en améliorant la qualité du sommeil, le nid des grands singes pourrait être une des étapes cruciales dans l'évolution des hominidés et de leurs capacités mentales et de manipulation. D'autres fonctions ont été avancées et testées pour expliquer l'existence du nid et surtout du nid arboricole chez les chimpanzés. McGrew (2004) a été le premier à formuler clairement les trois principales hypothèses additionnelles :

Protection contre les prédateurs

Des observations de prédation naturelle sur les chimpanzés ont été rapportées sur plusieurs sites de terrain à long terme, bien qu'elles soient rares : elles incluent les léopards (Boesch, 1991; Henschel et al., 2005; Nakazawa et al., 2013; Takeshi, 2000; Zuberbühler & Jenny, 2002) et les lions (Tsukahara, 1993). D'autres prédateurs potentiels sont les chiens sauvages et les hyènes tachetées, mais aucune observation de prédation directe n'a été faite (Pruetz et al., 2008). Les éléphants sympatriques peuvent constituer une perturbation terrestre (J. R. Anderson, 2000). En plus, les humains peuvent représenter une perturbation ou une menace plus directe. Dans de nombreuses régions, les chimpanzés sont délibérément tués pour la viande, les parties de leurs corps utilisés dans la médecine traditionnelle, ou capturés pour obtenir des petits comme animaux de compagnie ou pour les vendre (J. R. Anderson, 2018). Kortlandt (1992) a suggéré que les chimpanzés peuvent choisir de dormir dans les arbres afin de surveiller les dangers potentiels, tels que les communautés de chimpanzés hostiles, les prédateurs terrestres naturels capables de grimper et les chasseurs humains. Anderson (1983, 1984, 2000) a noté des facteurs qui peuvent rendre l'accès au nid plus difficile, comme la hauteur, la distance par rapport au tronc de l'arbre (c'est-à-dire là où les grands prédateurs ne peuvent pas les atteindre), et l'existence ou non d'une voie de sortie (c'est-à-dire un chemin pour partir de l'arbre qui ne nécessite pas de descendre au sol). En effet, Pruetz et ses collègues (2008) ont constaté que les chimpanzés construisaient leurs nids plus haut dans le site d'Assirik, au Sénégal, riche en espèces de prédateurs potentiels et présentant une végétation similaire à celle du site de Fongoli, au Sénégal, exempt de prédateurs non-humains. De même, Last et Muh (2013) ont montré que dans le site de Bechati, au Cameroun, qui est soumis à une intense pression humaine de chasse et d'agriculture, les chimpanzés dorment uniquement dans des nids en hauteur, alors qu'en l'absence de ces pressions à Andu, au Cameroun, les chimpanzés dorment également au sol.

Lorsqu'ils construisent des nids dans des arbres, les chimpanzés des sites riches en espèces de prédateurs semblent choisir des arbres hauts, sans branches très basses et d'un grand diamètre (DBH) (Fotang et al., 2021; Goodall, 1968; Hakizimana et al., 2015; Hernandez-Aguilar et al., 2013). Les chimpanzés peuvent également construire des nids "ouverts" (c'est-à-dire à un endroit de l'arbre qui n'offre pas de couverture aérienne), ce qui réduit le risque qu'un prédateur pouvant monter dans les arbres puisse les atteindre du dessus. En effet, Baldwin et ses collègues (1981) ont constaté qu'il y avait une plus grande proportion de nids ouverts dans les sites où il y avait plus de prédateurs.

Pour certains auteurs, le fait que plus d'individus dorment les uns à côté des autres pourrait être une stratégie pour réduire le risque de prédation en diluant le risque par individu (Baldwin et al., 1981; Tutin et al., 1983). Cette hypothèse n'a pas été validée par d'autres auteurs qui n'ont pas observé de différence dans la taille des groupes entre les sites avec et sans prédation. Il est cependant intéressant de noter que les nids sont plus proches les uns des autres dans les sites avec prédateurs (Stewart et al., 2018; Stewart & Pruetz, 2013).

Enfin, le nid lui-même parce qu'il est fait de feuillage dense ou de végétation herbacée terrestre abondante, peut dissimuler le chimpanzé agissant comme une stratégie anti-prédateur supplémentaire (J. R. Anderson, 2000; Tagg et al., 2013). Construire un nid chaque nuit à un endroit différent peut rendre plus difficile la traque pour des prédateurs territoriaux (J. R. Anderson, 1984). Ainsi, lorsque les prédateurs et les sites de sommeil potentiels sont nombreux, il peut être avantageux de varier les sites de sommeil (Goodall, 1962).

Thermorégulation

De nombreux primates vivant à l'état sauvage doivent périodiquement faire face au froid, au vent et à la pluie d'intensité variable. En réponse à la météo, ils peuvent déployer des réponses comportementales de thermorégulation. Par exemple, les chimpanzés peuvent s'abriter de la pluie au pied d'un grand arbre pendant la journée (Nishida, 1980). Les températures minimales sont relevées généralement entre le coucher et le lever du soleil ; par conséquent, les chimpanzés, comme d'autres primates, peuvent intégrer des mesures de conservation de la chaleur dans leurs habitudes de sommeil (J. R. Anderson, 1984) où un nid peut fournir une isolation contre les basses températures ambiantes (McGrew, 2004). Bien que les bonobos semblent parfois construire délibérément des nids abrités (White, 1993), tout comme les orangs-outans qui, lors de fortes pluies, fabriquent un "nid de pluie" qui peut servir de "nid de nuit" si le temps ne s'améliore pas (MacKinnon, 1974), il existe peu de preuves de ce phénomène chez les chimpanzés. Une expérience mesurant les températures tout au long de la nuit au niveau du

sol et à hauteur du nid a permis de tester l'hypothèse de la fonction isolante des nids. Les résultats n'ont pas été très concluants : des différentiels de température plus élevés étaient corrélés à des températures nocturnes plus basses au niveau du nid, mais pas au niveau du sol (Stewart, 2011a). En parallèle, de manière contre-intuitive si l'on considère uniquement l'aspect thermorégulation du nid, un groupe de chimpanzés a construit des nids plus ouverts pendant la saison humide (Baldwin et al., 1981). Cela peut être pour réduire l'inconfort causé par l'égouttement de la végétation pendant les pluies et pour permettre une meilleure exposition au soleil du matin. D'autre part, il a été suggéré que les chimpanzés construisent des nids plutôt bas lors des nuits venteuses (Goodall, 1965). Des études ont montré que la hauteur du nid dépend de la saison et donc potentiellement de la température de l'air ou de l'humidité relative (Koops et al., 2012), mais d'autres études n'ont pas trouvé de résultats similaires (Ogawa et al., 2014). Nissen (1931) a suggéré que les chimpanzés pouvaient construire un nouveau nid chaque nuit afin qu'il soit plus moelleux, plus "chaud" et moins bruyant qu'un ancien nid. Il semble donc qu'il n'y ait pas de consensus sur l'impact de la fonction de thermorégulation sur les nids.

Protection contre les parasites et/ou les pathogènes

Des recherches ont montré que les sites de sommeil des primates peuvent facilement être contaminés par des parasites intestinaux s'ils sont souillés par des matières fécales (Freeland, 1980; Hausfater & Meade, 1982) ou par des ectoparasites (Dunn, 1968 cité par Samson et al., 2013). Les chimpanzés, comme d'autres grands singes, peuvent réduire le risque d'exposition en construisant un nouveau nid chaque nuit (Mackinnon, 1974).

Construire un nid pourrait réduire l'exposition aux agents pathogènes de plusieurs manières non exclusives : les nids eux-mêmes pourraient protéger certaines parties du corps en formant une barrière physique entre les primates hôtes et les parasites du sol (J. R. Anderson, 1998; Landsoud-Soukate et al., 1995) ; ensuite, le fait de changer de position dans une structure telle qu'un nid composé de nombreuses branches et feuilles pourrait déloger certains ectoparasites qui sont accrochés (Stewart, 2011b). Enfin, les nids dans les arbres pourraient offrir un avantage indirect supplémentaire : en permettant d'éviter des insectes volants qui sont potentiellement porteurs de maladies vectorielles (Stewart, 2011b). Ainsi, en forêt, certaines espèces de moustiques évoluent plutôt près du sol et d'autres au niveau de la canopée (Lourenço-de-Oliveira & Luz, 1996). Ainsi, on a supposé que les primates pouvaient dormir à des hauteurs permettant d'éviter le contact avec ces insectes (Nunn & Heymann, 2005). En effet, dans une communauté de chimpanzés vivant dans le parc national de Kibale, en Ouganda, moins de moustiques en général et moins d'anophèles en particulier -vecteurs de parasites responsables

du paludisme- ont été trouvés à hauteur du nid par rapport au sol (Krief et al., 2012). Dans l'habitat de la communauté de chimpanzés de Fongoli au Sénégal, une chercheuse a compté moins de piqûres d'insectes la nuit, à hauteur du nid plutôt qu'au sol (Stewart, 2011a). En revanche, une étude dans l'habitat de chimpanzés sauvages à Seringbara, en République de Guinée, n'a trouvé aucune différence dans le nombre de moustiques entre le sol et la hauteur du nid (1,5, 5 et 10m) (Koops et al., 2012).

En ce qui concerne la taille des groupes de chimpanzés sur un site de nids, des théories et résultats contradictoires ont été publiés. D'une part, l'hypothèse de l'effet de dilution propose que les individus soient moins susceptibles d'être piqués par un moustique lorsqu'ils sont entourés de plusieurs individus représentant d'autres cibles potentielles (Samson et al., 2019). D'autre part, Nunn et Heymann (2005) montrent une prévalence plus élevée de parasites vectoriels dans les grands groupes de singes, car un groupe plus important pourrait émettre des signaux olfactifs plus forts et attirer plus de vecteurs.

III) Nuit : une période clé pour les maladies à transmission vectorielle

a. Présence de moustiques la nuit, un risque de transmission de pathogènes

En raison de leur proximité phylogénétique, les humains et les primates non humains partagent de nombreuses bactéries, virus et parasites pathogènes (Keita et al., 2014; Pedersen et al., 2005). Dans des conditions naturelles, les chimpanzés sont infectés par les moustiques avec la rickettsiose (Keita et al., 2013), le Chikungunya, le Zika et le virus du Nil occidental (Raulino et al., 2021). Sur les 408 espèces de parasites infectant les populations de primates sauvages, 32% sont transmises par des arthropodes vecteurs, principalement des insectes qui piquent (Pedersen et al., 2005). En outre, plusieurs parasites du type *Plasmodium* transmis par les piqûres de moustiques de la sous-famille des *Anophelinae*, infectent les grands singes sauvages. Par exemple, l'espèce la plus dangereuse aujourd'hui chez les humains, *Plasmodium falciparum* (Krief et al., 2010; Prugnolle et al., 2010) aurait initialement infecté les gorilles (W. Liu et al., 2010). Mais la mesure dans laquelle les parasites transmis par des vecteurs sont pathogènes chez les grands singes sauvages, reste inconnue. Dans le cas du paludisme, les rares chimpanzés atteints et étudiés présentent peu ou pas de symptômes (Hayakawa et al., 2009;

Herbert et al., 2015). Par ailleurs, bien que des infections mixtes avec plusieurs espèces de *Plasmodium* existent, la charge parasitaire chez le petit nombre d'individus étudiés est faible (Krief et al., 2010). Plusieurs hypothèses, non exclusives, sont proposées pour expliquer le peu de symptômes de paludisme observés (1) comme certains agents pathogènes du paludisme sont spécifiques aux grands singes et co-évoluent depuis longtemps avec eux (Krief et al., 2010), ils peuvent être moins virulents chez les primates que chez l'homme (Rich et al., 1998) ; (2) l'odeur des primates non humains est moins attirante pour les moustiques vecteurs du paludisme que celles des humains (Costantini & Diallo, 2001) ; (3) par des comportements d'automédication (voir paragraphe ci-après), de type thérapeutique, les chimpanzés consomment des parties de plantes actives contre *Plasmodium* sp., réduisant ainsi la charge acquise (N. Klein et al., 2008; Krief et al., 2004; Krief, Huffman, et al., 2006; Lacroix et al., 2009, 2011) ; (4) des comportements de type prophylactique pourraient également permettre d'éviter une infection forte. Dans ce cas, ils seraient détectables pendant la nuit, au moment où les risques de piqûres sont élevés. Les moustiques anophèles étant les plus actifs la nuit (Haddow & Ssenkubuge, 1973), c'est à cette période que les potentiels hôtes seraient les plus vulnérables aux pathogènes transmis. En outre, Makanga et ses collègues (2016) ont montré que trois espèces d'anophèles étaient les plus infectées par des parasites du genre *Plasmodium* autour de 10-12m de haut qu'au sol : une hauteur commune pour les nids (10 et 11m pour Baldwin et al., 1981; 12,5m pour Furuichi et al., 1997; 11m pour Hunt & McGrew, 2002; 11.15 pour Pruetz et al., 2008).

La prévalence de l'infection est également très dépendante de la saison, les pics de transmission se produisant pendant les saisons des pluies et le taux d'infection étant le plus faible à la fin des saisons sèches (Makanga et al., 2016; Wu et al., 2018). La pluie augmente le nombre de sites de reproduction larvaire appropriés pour les anophèles, ce qui entraîne une augmentation des populations globales et donc une augmentation potentielle de la transmission du paludisme. Des températures plus élevées pendant la saison des pluies réduisent également le temps de développement complet des larves de moustiques et favorisent ainsi la transmission des parasites (Alemu et al., 2011; Reiter, 2001). À cet égard, le comportement de fabrication de nid, s'il est lié à la présence de moustiques, peut différer entre les saisons. Les nids pourraient être plus nombreux et/ou plus hauts dans les arbres pendant la saison où il y a plus de moustiques (par exemple, la saison des pluies) par rapport à la saison où il y en a moins (par exemple, la saison sèche). Dans le cas de l'habitat des chimpanzés sauvages à Seringbara, en République de Guinée, très peu de moustiques ont été collectés et aucune conclusion n'a pu être tirée sur l'influence de la hauteur du nid ou des saisons sur la distribution des moustiques (Koops et al.,

2012). La différence de moustiques et d'infections vectorielles associées entre les saisons n'est pas aussi évidente qu'initialement présentée et semble dépendre de l'habitat.

b. Risques associés aux tiques chez les chimpanzés et le comportement d'épouillage

Les moustiques ne sont pas les seuls vecteurs d'agents pathogènes pour les primates ; les tiques peuvent également porter et transmettre des agents pathogènes infectieux et des parasites conduisant à une transmission pathogène inter- et intraspécifique (Klein et al., 2018). Cependant, on sait peu de choses sur les risques qu'elles peuvent faire courir aux primates non-humains : la borréliose de Lyme a été suspectée chez un chimpanzé en captivité (Wack et al., 2015) et la maladie de la forêt de Kyasanur a infecté des singes en Inde (Chakraborty et al., 2021). Or, la présence de cet ectoparasite peut affecter l'état corporel et la condition physique des individus (Koyama et al., 2008). Les tiques fixées présentent des actions pathogènes directes : mécaniques et irritatives en provoquant des douleurs, des ulcères, des abcès voir des nécroses chez leurs hôtes ; spoliatrices ; toxiques et antigéniques lors de réinfestation (Bussiéras & Chermette, 1991; McGinley-Smith & Tsao, 2003). Elles ont aussi des actions pathogènes indirectes lors du repas sanguin avec la transmission de divers agents pathogènes, sachant que les femelles ne prennent qu'un repas sanguin de plusieurs jours et que les mâles prennent plusieurs repas sanguins en se gorgeant partiellement (Bussiéras & Chermette, 1991).. Il est intéressant de noter que les chimpanzés, comme d'autres primates, ont la capacité d'enlever les tiques par "épouillage". Ce comportement est courant et certains chimpanzés y consacrent jusqu'à un cinquième de leur journée (Kawanaka, 1989). S'épouiller soi-même est principalement considéré que pour sa fonction hygiénique, alors que la participation à un épouillage avec d'autres individus est plus complexe et peut avoir plusieurs implications sociales (De Waal, 1997; Lehmann et al., 2007; Shutt et al., 2007). Cependant, certaines parties du corps sont inaccessibles ou ne peuvent être inspectées que par une main (exemple le bras) et l'allo-épouillage devient nécessaire pour retirer les tiques de ces zones. Généralement, si elles ne sont pas dérangées, les tiques restent attachées et se nourrissent pendant plusieurs jours sur un hôte, le nombre variant selon le stade de développement et l'espèce (Apanaskevich et al., 2013). Ainsi, lorsque les chimpanzés sont seuls dans leur nid pendant environ 12 heures, les tiques porteurs d'agents pathogènes fixés sur leur corps représentent un potentiel risque immédiatement, après quelques minutes, heures ou jours selon l'espèce de pathogène (Cook, 2015; Ebel & Kramer, 2004; Katavolos et al., 1998; Wikel, 2018).

IV) Comportement d'automédication chez les primates

a. "Pharmacognosie" de plantes ingérées chez les chimpanzés

L'épouillage n'est pas la seule ressource dont disposent les chimpanzés pour lutter contre les ectoparasites et les agents pathogènes. En effet, notre parent le plus proche est particulièrement intéressant, car il a démontré une connaissance approfondie de son environnement naturel en pratiquant un comportement d'automédication ou "zoopharmacognosie" (Huffman, 1997, 2003; Rodriguez & Wrangham, 1993). Cela a commencé par l'observation de certaines parties de plantes ingérées par les chimpanzés sans valeur nutritive apparente et/ou riches en composés secondaires (Wrangham et al., 1998; Wrangham & Nishida, 1983; Wrangham & Waterman, 1983). Ensuite, des avantages médicinaux de cette ingestion ont été suggérés (Huffman, 1997; Janzen & Montgomery, 1978; Wrangham & Goodall, 1989) grâce à l'observation de deux comportements inhabituels qui permettraient de contrôler l'infection par des parasites intestinaux (Huffman & Seifu, 1989; Wrangham & Nishida, 1983). Le comportement d'ingurgitation de feuilles entières a été relié à l'effet mécanique de la surface rugueuse de ces feuilles (Menzel et al., 2013; Wrangham, 1995). La mastication de tiges amères est davantage liée, d'un point de vue pharmacologique, à l'activité de certains composés contenus dans les plantes (Jisaka et al., 1992; Koshimizu et al., 1993). Plus récemment, des études biologiques et chimiques de parties de plantes utilisées par les chimpanzés vivant dans le parc national de Kibale ont permis de découvrir et de déterminer la structure de nouveaux composés actifs contre des cellules tumorales, des bactéries et des virus ainsi que des nématodes et des parasites systémiques comme le *Plasmodium* (Krief et al., 2004; Krief, Hladik, et al., 2005; Krief, Huffman, et al., 2006; Krief, Thoison, et al., 2005; Xu et al., 2009). La capacité des individus à s'automédiquer peut être directement confirmée après les avoir observés avec des symptômes, puis après avoir utilisé des parties de plantes actives contre les symptômes observés, et finalement en les observant guéris (Huffman & Seifu, 1989; Krief, Hladik, et al., 2005). De manière moins directe, la prophylaxie, c'est-à-dire les traitements administrés ou les actions entreprises pour prévenir les maladies, peut également être considérée comme de l'automédication. Par exemple, des "aliments médicinaux" comme les feuilles de *Trichilia rubescens* et de *Chaetacme aristata*, dont la quantité consommée est faible et la bioactivité des composés secondaires élevée, ont été observés dans le régime alimentaire

de certains chimpanzés et sont considérés comme jouant un rôle dans le maintien de la santé (Huffman, 1997, 2003; Pebsworth et al., 2006).

Ainsi il a été démontré que les chimpanzés peuvent avoir une connaissance approfondie de leur environnement et de la manière d'en tirer profit, ce qui est particulièrement bien illustré par certaines parties de plantes qu'ils consomment. Même si moins étudiées, d'autres espèces montrent également des comportements d'automédication contre les parasites par ingestion, notamment d'autres primates (de Roode et al., 2013; Huffman, 1997). On peut supposer que le mode d'administration des plantes ne s'arrête pas aux voies internes, mais peut également prendre en compte les usages externes.

b. Exemples d'usages externes de plantes médicinales chez les primates

Les plantes médicinales sont en fait utilisées en usage externe par de nombreuses espèces de primates dans d'autres contextes. Le comportement le plus étudié est celui du lustrage de pelage ou « fur-rubbing » où un individu s'enduit de matières végétales ou de sécrétions d'insectes. Au cours de ce comportement, certains individus utilisent des plantes connues pour leurs vertus anti-insectes et/ou médicinales. En effet, de nombreux cas ont été rapportés pour des espèces de capucins sauvages (*Cebus* spp.) à travers différents sites. A Trinité-et-Tobago, *C. albifrons* utilise les gousses de *Pentaclethra macraloba* (Alfaro et al., 2012), qui sont utilisées par les populations locales pour traiter les piqûres d'insectes (Orwa et al., 2009). Au Pérou, *C. albifrons* utilise et mange les fruits de *Genipa americana* (Alfaro et al., 2012) qui ont des activités insecticides et répulsives (Lima et al., 2020; Pérez et al., 2006). Au Costa Rica, *C. capucinus* utilise les feuilles et les tiges de *Piper marginatum* dont les composés secondaires ont des propriétés analgésiques, anesthésiques, antibactériennes, antifongiques, anti-inflammatoires, antiseptiques, insecticides et répulsives; la plante est également utilisée par les populations indigènes pour laver les blessures (Baker, 1996; DeJoseph et al., 2002). Les mêmes capucins appliquent également les feuilles et les tiges de *Clematis dioica* dont les composés secondaires ont un effet analgésique, bactéricide et anti-inflammatoire ; la plante est utilisée pour traiter les affections cutanées selon les documents ethnographiques (Baker, 1996). Enfin, ils appliquent le jus des agrumes qui sont connus pour leurs vertus anti-insectes et médicinales et qui sont utilisés par les peuples indigènes à des fins similaires et de manière similaire (Baker, 1996). En ce qui concerne les autres espèces de primates, les exemples de plantes médicinales utilisées par voie topique sont moins nombreux. Le tamarin lion à tête d'or

(*Leontopithecus chrysomelas*) utilise des exsudats de plantes ayant des propriétés larvicides dans sa résine (Guidorizzi & Raboy, 2009). L'orang-outan de Bornéo applique les feuilles de *Commelina* sp., potentiellement comme agent antibactérien ou anti-inflammatoire ; cette plante est également utilisée par voie topique par les populations indigènes locales pour traiter les douleurs musculaires ou osseuses (Morrogh-Bernard, 2008). Un comportement est d'automédication également observé avec des sécrétions d'insectes comme chez les lémurs bruns (*Eulemur rufifrons*) avec des mille-pattes (Peckre et al., 2018). En ce qui concerne les chimpanzés, plusieurs actions de « fur-rubbing » ont été observées dans le parc national de Kibale en Ouganda, où des chimpanzés se frottent le dos contre l'écorce de *Markhamia lutea*, une plante aux propriétés antiparasitaires (Krief, Wrangham, et al., 2006; Lacroix, 2010; Lacroix et al., 2009).

V) Choix de l'arbre lors de la fabrication du nid chez les chimpanzés

a. Sélectivité des espèces végétales universellement présentes chez les chimpanzés

Il est intéressant de noter que les chimpanzés sauvages des quatre sous-espèces, sur tous les sites étudiés pour leur comportement de construction de nid, semblent choisir des espèces d'arbres particulières :

- *P. t. elllioti*: à Mbam-Djerem National Park, Cameroun (Kamgang et al., 2018), à Tofala Hill Wildlife Sanctuary, Cameroun (Njukang et al., 2019), à Ise-Forest Reserve, Nigéria (Ogunjemite et al., 2005);
- *P. t. schweinfurthii*: à Kibira National Park, Burundi (Hakizimana et al., 2015), à Tshibati, République Démocratique du Congo (RDC) (Basabose & Yamagiwa, 2002), à Issa, Tanzanie (Hernandez-Aguilar, 2006; Hernandez-Aguilar et al., 2013; Stewart, 2011b), à Ugalla, Tanzanie (Ogawa et al., 2014), à Budongo Forest, Ouganda (Brownlow et al., 2001; Plumptre & Reynolds, 1996), à Bwindi Impenatrable National Park, Ouganda (Stanford & O'Malley, 2008), à Hoima et Masindi districts, Ouganda (Dijk et al., 2021; McCarthy et al., 2017), à Kanyawara, Uganda (Llorente Caño, 2003), à Kalinzu Forest Reserve, Ouganda (Furuichi & Hashimoto, 2004), à Toro-Semliki Wildlife Reserve, Ouganda (Samson, 2012);
- *P. t. troglodytes*: à La belgique, Cameroun (Tagg et al., 2013), à Goualougo Triangle, Congo (Sanz et al., 2007), à Pongara National Park, Gabon (Petre et al., 2007);

- *P. t. verus*: à Nimba Mountains, Côte d'Ivoire (Granier et al., 2014), à Lagoas de Cufada Natural Park, Guinée-Bissau (Carvalho et al., 2015), à Seringbara, Guinée (Koops et al., 2012), à Mt. Assirik, Sénégal (Baldwin, 1979), à Bagnomba, Sénégal (Badji et al., 2018), à Fongoli, Sénégal (Stewart, 2011b), à Kedougou, Sénégal (Ndiaye et al., 2018), à Gola Rainforest National Park, Sierra Leone (Barca et al., 2018).

Baldwin (1979) a été le premier à signaler que l'utilisation de certaines de ces espèces d'arbres n'était pas corrélée à leur fréquence dans les transects de végétation, ce qui indique une réelle préférence pour ces espèces d'arbres.

Reynolds (1965) a rapporté que les chimpanzés de la forêt de Budongo, en Ouganda, allaient parfois chercher de petites branches et brindilles dans les arbres voisins et les utilisaient dans le nid, mais Goodall (1962) n'a pas observé cela en Tanzanie. Dans certains cas, les nids sont composites et se composent de branches de plusieurs espèces d'arbres, mais cela reste occasionnel (McCarthy et al., 2017; Stewart, 2011b). Globalement, l'espèce d'arbre où les chimpanzés construisent leurs nids semble être importante.

L'une des premières explications était la comestibilité potentielle des arbres, mais aucun modèle clair n'a encore été identifié. L'hypothèse a également été développée chez les orangs-outans par Mackinnon (1974), qui a vu à quelques reprises des individus se nourrir directement de feuilles ou de pousses provenant de leur nid ou de branches à portée de main. Aucun rapport similaire n'a été publié concernant les chimpanzés. Cependant, lors de recensement de nids, la plupart, mais pas tous, ont été trouvés dans des arbres fruitiers ou en fleurs (Chitayat et al., 2021; Njukang et al., 2019; Ogawa et al., 2014). En revanche, dans les études où les chimpanzés ont été suivis, la tendance à construire des nids dans de tels arbres était plus importante pour les "nids de jour", alors que la nuit les nids étaient plutôt construits dans les arbres voisins (Brownlow et al., 2001; Goodall, 1962) mettant en évidence la distinction fonctionnelle entre les nids de jour et de nuit. Ne pas dormir dans un arbre fruitier pourrait permettre d'éviter les perturbations dues aux frugivores nocturnes (par exemple, les chauves-souris) (Rudran, 1978). Dans un autre cas particulier, il pourrait s'agir d'éviter les espèces sympatriques, par exemple les chimpanzés de Tshibati qui vivent dans le parc national de Kahuzi-Biega avec les gorilles, évitent de construire des nids dans les arbres fruitiers dont les deux espèces se nourrissent (Basabose & Yamagiwa, 2002). Globalement, d'autres facteurs doivent participer à la sélectivité des espèces d'arbres en ce qui concerne la fabrication de nid pour la nuit observée chez les chimpanzés et autres grands singes.

b. Choix de plantes afin d'éviter les contacts avec les arthropodes, les parasites et/ou les agents pathogènes

Certaines espèces d'oiseaux incorporent dans leurs nids des plantes fraîches et odorantes, qui ne semblent pas être choisies au hasard (Clark, 1991; Clark & Mason, 1985; Mansouri et al., 2021; Petit et al., 2002). L' "hypothèse de la protection du nid" chez les oiseaux a proposé qu'ils apportent des fragments de plantes dont les composés volatils agissent comme des répulsifs, des toxiques de contact ou des fumigeants naturels qui sont efficaces pour contrôler les populations de parasites et/ou de pathogènes (Clark, 1991; Clark & Mason, 1985; Wimberger, 1984). Certaines de ces plantes distillées, par exemple *Lavandula stoechas* ou *Achillea ligustica*, possèdent des composés chimiques comme le linalol et le limonène qui sont utilisés par les humains pour fabriquer des nettoyants ménagers aromatiques, des médicaments à base de plantes et des désinfectants ménagers (Duke, 2002; Petit et al., 2002). Il est intéressant de noter que deux espèces d'oiseaux urbains (*Passer domesticus* et *Carpodacus mexicanus*) incorporent des mégots de cigarettes dans leurs nids, car la nicotine et d'autres composés peuvent fonctionner comme un répulsif pour les parasites (Suárez-Rodríguez et al., 2013). Une espèce de mammifère, le néotoma à pattes sombres (*Neotoma fuscipes*), place des feuilles spécifiques sur ou à proximité de son nid, qui peuvent agir comme un fumigeant contre les ectoparasites (Hemmes et al., 2002). Enfin, les orangs-outans de Bornéo recouvrent occasionnellement leur nid de branches d'une autre espèce d'arbre ayant des propriétés répulsives connues contre les moustiques (Largo, 2009).

Hypothétiquement, les grands singes peuvent également préférer les arbres qui libèrent des composés chimiques naturellement répulsifs ou qui masquent les odeurs utilisées par les vecteurs pour localiser leurs proies (Stewart, 2011a). En diminuant l'exposition aux arthropodes ou en favorisant le décrochage des tiques, les individus pourraient améliorer *la qualité du sommeil*, ce qui aurait des conséquences positives et significatives sur l'allocation énergétique diurne, la santé et la cognition (Fruth et al. 2018). Une étude préliminaire a par ailleurs montré que les chimpanzés de Toro-Semliki Wildlife Reserve en Ouganda préfèrent à plus de 70 % pour nicher, l'espèce d'arbre *Cynometra alexandri*, qui dissuade expérimentalement les arthropodes volants sur le terrain (Samson et al., 2013). Ainsi, en évitant ces arthropodes gênants par leur bruit ou leur piqûre, vecteurs potentiels, cette stratégie pourrait indirectement participer à la fonction *anti-pathogène ou anti-parasitaire* du nid.

c. Choix d’une structure confortable et stable pour dormir

Une autre explication considère que les individus choisiraient les matériaux qui offrent la structure la plus confortable, améliorant ainsi la *qualité du sommeil*. Cependant, la notion de confort peut être interprétée de plusieurs façons ou selon plusieurs critères. Les oiseaux et les orangs-outans par exemple, semblent construire une structure centrale confortable, avec des éléments extérieurs plus épais et plus rigides par rapport aux matériaux plus fins et plus flexibles utilisés pour la partie intérieure (Biddle et al., 2018; van Casteren et al., 2012). Dans le cas du chimpanzé, une étude à Toro-Semliki Wildlife Reserve en Ouganda, a montré que l'arbre de construction de nid préféré, le *Cynometra alexandri*, a les branches les plus rigides et la plus grande résistance à la flexion, ce qui se traduit par un support plus ferme et plus stable (Samson & Hunt, 2014). En outre, l'architecture de l'arbre peut jouer un rôle, le modèle de ramification en trépied inversé étant préféré pour maximiser le confort et la sécurité (Samson & Hunt, 2014). L'un des critères les plus importants associés au confort est la douceur et/ou bien l’absorption de la masse illustrées par la densité du feuillage. Les individus semblent choisir les espèces d'arbres de nidification qui ont un feuillage petit et dense (Brownlow et al., 2001; Koops et al., 2012; Samson & Hunt, 2014). De plus, il a été suggéré que le nid pouvait fournir des qualités isolantes protégeant des intempéries (fonction de *thermorégulation*) (Samson & Hunt, 2014). De plus, faire des nids dans des arbres avec une forte densité de feuilles peut aider les grands singes à se dissimuler des prédateurs potentiels au sol (fonction de *protection contre les prédateurs*) (J. R. Anderson, 2000). Malgré ces propositions, l'étude de Hernandez (2020) montre que la densité de feuilles est la variable explicative la plus incertaine.

d. Questions et hypothèses de recherche

Au cours de cette thèse, nous étudierons le comportement de construction de nid d’une communauté appartenant à une population soumise à priori à des vecteurs d’agents pathogènes.

Nous relèverons les caractéristiques du comportement de construction de nid (espèces utilisées, durées et temps associés et taille du groupe), les caractéristiques physiques (hauteur et taille du nid, hauteur et diamètre de l’arbre) ainsi que les caractéristiques des sites de nid (répartition sur le territoire, distance à un point d’eau, altitude et topographie). Sont-elles homogènes au sein du groupe social étudié ou varient-elles en fonction de facteurs biotiques et abiotiques tels que les conditions météorologiques ou les individus ?

Pour explorer l'influence éventuelle de vecteurs sur le comportement de fabrication de nid de la communauté, nous effectuerons un recensement et estimerons l'abondance des moustiques et des tiques susceptibles de perturber leur sommeil et présents dans leur environnement. Comment leur présence et leur abondance varient en fonction des conditions météorologiques ? Les tiques non encore étudiées dans les habitats des grands singes sont-elles porteuses d'agents pathogènes ?

Si la communauté montre une sélectivité pour les espèces d'arbres utilisées dans la construction de nid, nous étudierons les possibles explications en testant deux hypothèses en lien avec les propriétés chimiques et mécaniques de ces espèces. Nous avons divisé cette question de recherche en deux axes majeurs, étudiés d'abord séparément puis conjointement :

- les individus préfèrent-ils des plantes médicinales qui peuvent repousser les insectes gênants pour construire leurs nids ?

- les individus choisissent-ils les espèces d'arbres qui offrent les structures de nids les plus confortables et les plus stables ?

VI) Matériels et méthodes généraux

a. Site d'étude : la zone de Sebitoli, au sein du parc national de Kibale en Ouganda

Cette étude a été réalisée dans le parc national de Kibale, créé en 1993 et situé dans le sud-ouest de l'Ouganda (Figure 0-2). Il s'agit d'une forêt tropicale humide couvrant 795 km² (0°13' - 0°41' N et 30°19' - 30°22' E), avec une altitude comprise entre 1 100 et 1 590 mètres et des précipitations moyennes de 1 700 mm par an (https://ugandawildlife.org/, (Chapman et al., 1999)). Elle est composée de forêts matures, de marécages et de forêts en régénération (Struhsaker, 1997). Cette forêt est connue pour abriter une très grande diversité d'espèces animales et l'une des plus fortes densités et diversités de biomasse de primates au monde (Struhsaker, 1997). Le tableau 0-1 comprend les espèces de grands et moyens mammifères qui ont été vues pendant la mission de terrain ou indirectement mises en évidence par les pièges à caméra dans l'habitat de Sebitoli (matériel et méthodes de mise en place des pièges à caméra décrits dans l'Article disponible dans l'annexe).

Tableau 0-1 Espèces de mammifères de grande et moyenne taille enregistrées à Sebitoli.

Nom scientifique	Nom commun	Observation
ARTIODACTYLA		
Cephalophus harveyi	Céphalophe de Harvey	Vu, camera-piège
Hylochoerus meinertzhageni	Hylochère	Camera-piège
Philantomba monticola	Céphalophe bleu	Vu, camera-piège
Potamochoerus porcus	Potamochère	Camera-piège
Tragelaphus scriptus	Guib	Vu, camera-piège
CARNIVORA		
Atilax paludinosus	Mangouste des marais	Camera-piège
Canis adustus	Chacal à flancs rayés	Camera-piège
Caracal aurata	Chat doré africain	Camera-piège
Civettictis civetta	Civette africaine	Camera-piège
Crossarchus alexandri	Mangouste d'Alexandre	Camera-piège
Felis serval	Serval	Camera-piège
Genetta sp.	Genette	Camera-piège
Mellivora capensis	Ratel	Camera-piège
Nandinia binotata	Civette palmiste africaine	Camera-piège
PHOLIDOTES		
Manis sp.	Pangolin	Camera-piège
PRIMATES		
Cercopithecus ascanius	Cercopithèque ascagne	Vu, camera-piège
Cercopithecus lhoesti	Cercopithèque de l'Hœst	Vu, camera-piège
Cercopithecus mitis stuhlmanni	Cercopithèque à diadème	Vu, camera-piège
Colobus guereza	Colobe guéréza	Vu, camera-piège
Galagoides sp.	Galago	Vu, camera-piège
Lophocebus albigena johnstoni	Cercocèbe aux joues grises	Vu, camera-piège
Pan troglodytes schweinfurthii	Chimpanzé de Schweinfurth	Vu, camera-piège
Papio anubis	Babouin	Vu, camera-piège
Piliocolobus tephrosceles	Colode rouge d'Ouganda	Vu, camera-piège
PROBOSCIDEA		
Loxodonta africana*	Éléphant de savane d'Afrique	Vu, camera-piège
Loxodonta cyclotis*	Éléphant de forêt d'Afrique	Vu, camera-piège

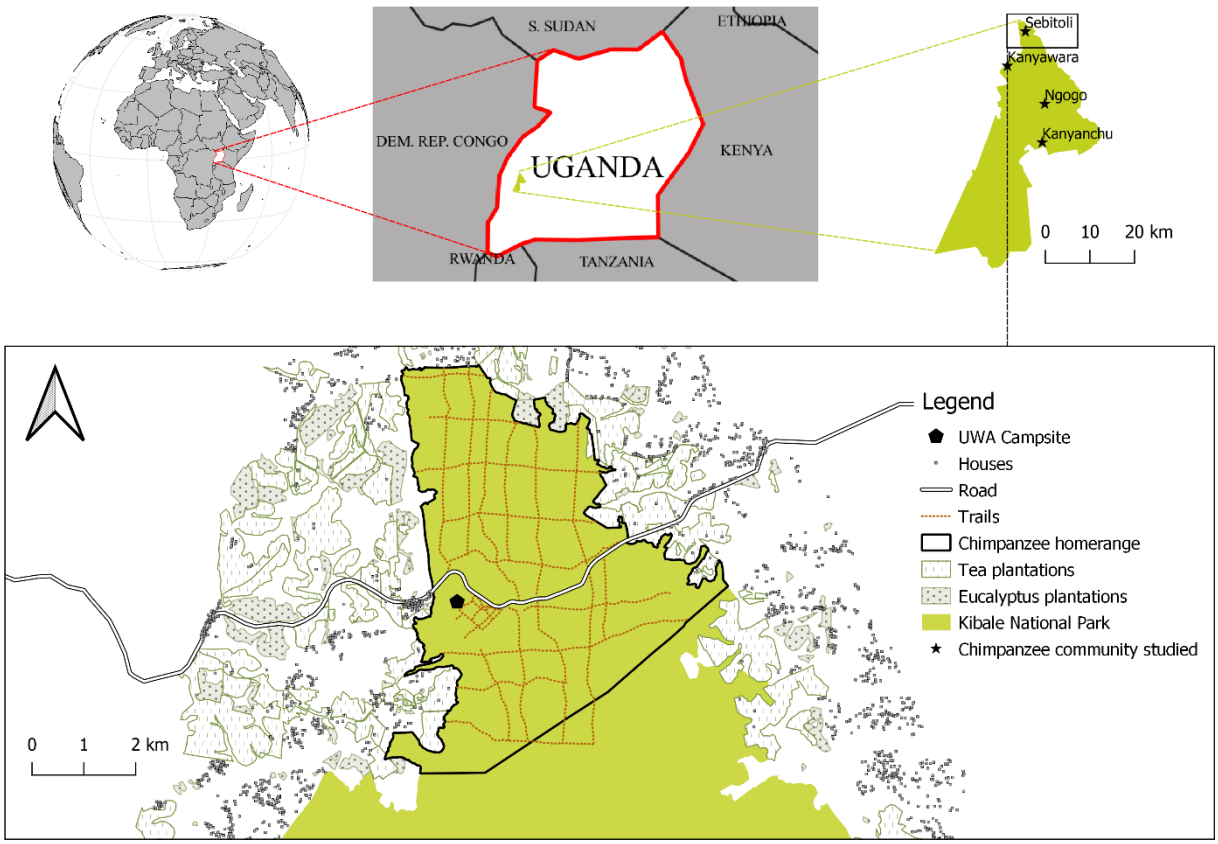
*(Sebitoli Chimpanzee Project - communication personnelle) *Des hybrides ont été observés (Bonnald et al., 2021, 2022).*

Ce parc abrite deux sites de recherche et un site d'écotourisme avec trois communautés de chimpanzés habitués qui sont Kanyawara, Ngogo et Kanyanchu depuis 1982, 1976 et 1988 respectivement. En outre, dans la partie extrême nord du parc, il y a une zone d'environ 25 km², le site de Sebitoli, où cette étude a eu lieu (Figure 0-2). Le Sebitoli Chimpanzee Project (SCP), fondé et dirigé par Sabrina Krief (Professeur au MNHN, dans l'UMR Eco-anthropologie) et Jean-Michel Krief (Directeur de l'association franco-ougandaise "Projet pour la Conservation des Grands Singes"), qui ont construit la station en 2015 et gèrent l'équipe locale depuis 2008. Elle vise à étudier et protéger la communauté de chimpanzés vivant dans cette zone, ainsi que son habitat (Cibot et al., 2015; Krief et al., 2014a, 2017; Spirhanzlova et al., 2019). Il fait l'objet

d'un accord de collaboration entre le MNHN à Paris, l'Université de Makerere et l'Uganda Wildlife Authority à Kampala.

Cette partie de la forêt a été fortement touchée par l'exploitation forestière commerciale dans les années 1960 et 1970 (Kasenene, 2007). Aujourd'hui, la forêt proprement dite est composée de forêt en régénération (35%), de forêt dégradée (35%), puis de forêt mature (14%), de végétation herbacée terrestre (14%) et de végétation arbustive/marécageuse parcellaire (1%) (Bortolamiol et al., 2014). Les paysages autour du parc sont largement anthropisés avec des petites exploitations agricoles avec des cultures vivrières (72%), des plantations de thé et leurs usines (24%) et des plantations d'eucalyptus (4%) (Figure 0-2) (Bortolamiol et al., 2013). Ainsi, la plupart des bords du domaine vital des chimpanzés de Sebitoli sont en contact avec des éléments anthropiques (32 kilomètres sur 39) (Bortolamiol et al., 2014). Dans une bande de cinq kilomètres autour du parc, la densité de la population humaine a triplé entre 1959 et 1990 (Naughton-Treves, 1998) et en 2006, elle atteignait 335 habitants/km² (Hartter, 2010). Une route goudronnée à fort trafic reliant Kampala, la capitale de l'Ouganda, à la République démocratique du Congo traverse le parc (Cibot et al., 2015). Récemment élargie (Krief et al., 2020), elle isole un fragment de forêt d'environ 15km² du reste du parc. Enfin, un système de sentiers composé de 120 km de transects orientés nord-sud et est-ouest a été créé pour faciliter les déplacements de l'équipe SCP.

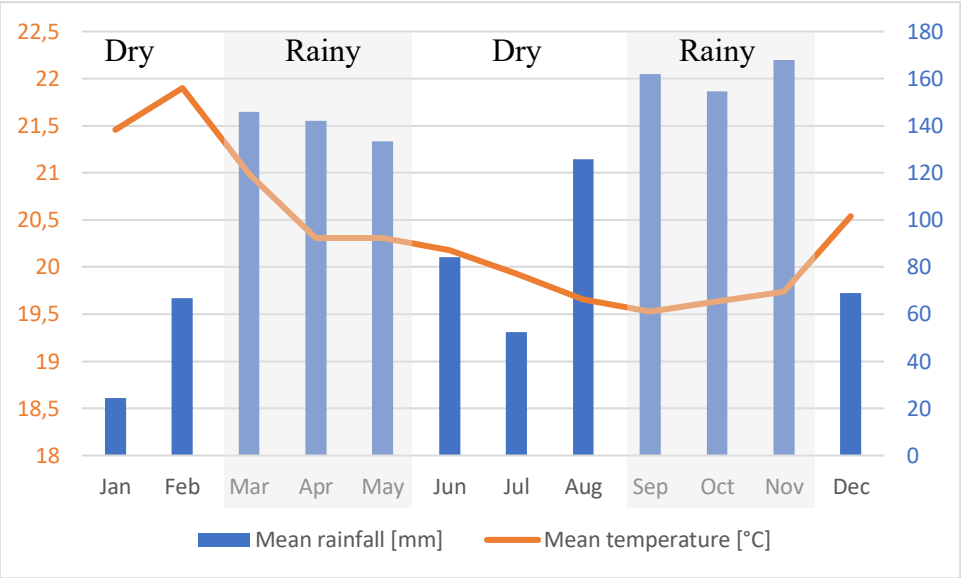
Figure 0-2 Carte du site de recherche anthropisé de Sebitoli dans le parc national de Kibale, en Ouganda.



Couches obtenues grâce au Sebitoli Chimpanzee Project.

Le climat de cette zone équatoriale est typique des zones de forêt tropicale, avec deux saisons des pluies (de mars à mai et de septembre à novembre) et deux saisons sèches entre les deux (Figure 0-3). Sur la période de 2010-2020, on obtient une température moyenne de 20,08°C, un niveau de précipitation de 150,98 mm et une humidité relative de 76,7% pour la saison des pluies contre 20,61°C, 10,35 mm et 72,29% pour la saison sèche. Il existe un gradient à travers le parc marqué par une augmentation de la température et une diminution des précipitations du nord au sud (Struhsaker, 1997). La zone de Sebitoli, à l'extrême nord du parc, est ainsi caractérisée par une température plus basse et des précipitations plus élevées par rapport aux autres zones étudiées dans le parc.

Figure 0-3 Moyenne mensuelle de la température et des précipitations sur la période 2010-2020 à partir d'une station météorologique près de Sebitoli.



(Alan Tulip, Kahangi Estate, communication personnelle)

b. Population d'étude : la communauté de chimpanzés sauvages de Sebitoli

Depuis 2009, l'équipe du SCP effectue un suivi quotidien de la communauté de chimpanzés, qui compte environ 80-100 individus, dont 66 ont été identifiés (Tableau 0-2). Néanmoins, certains individus sont encore en cours d'habituation. Les chimpanzés de Sebitoli présentent un niveau élevé d'anomalies des membres, certainement causées par des collets métalliques posés par des locaux (Cibot et al., 2016).

Tableau 0-2 Liste des individus identifiés à Sebitoli.

Individu	Sexe	Classe d'âge (2016)	Classe d'âge (2017)	Classe d'âge (2018)	Classe d'âge (2019)	Classe d'âge (2020)	Handicap	Né	Etat (2021)
AG	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Oui	1997	Vivant
AK	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1960	Vivant
BA	F	Enf	Enf	Enf	Enf	Enf	Non	?	Mort
BE	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2000	Mort
BL	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1980	Mort
BM	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Oui	1997	Vivant
BO	M					Juv	Non	?	Vivant
BR	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1990	Vivant
BT	F					Enf	Non	?	Vivant
CL	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1990	Vivant
DA	M	SAd	SAd	SAd	SAd	Ad	Oui	2004	Vivant
DI	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1990	Vivant

DT	F	Ad	Ad	Ad			Oui	2000	Mort
ER	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1970	Mort
ET	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1983	Vivant
FR	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Oui	?	Vivant
FR-ENF	X	Enf	Enf	Enf	Enf	Enf	Non	?	Vivant
GB	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1990	Vivant
GG	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2000	Vivant
GI	F	Juv	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	2010	Vivant
GK	M	Enf	Enf	Juv	Juv	Juv	Non	2013	Vivant
GL	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1975	Vivant
GN	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2000	Vivant
GO	M	Enf	Enf	Enf	Enf	Juv	Non	2016	Vivant
GR	M	SAd	SAd	SAd	SAd	SAd	Non	2005	Vivant
GZ	M	SAd	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2001	Mort
HI	F	Ad					Non	1970	Mort
HU	M	SAd	SAd	Ad	Ad	Ad	Non	1993	Vivant
KA	M	Enf	Enf	Enf	Enf	Juv	Non	2016	Vivant
KB	M	SAd	SAd	SAd	SAd	SAd	Non	2005	Vivant
KE	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1987	Vivant
KI	M	SAd	SAd	SAd	SAd		Non	2005	Mort
KJ	F	Enf	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	2013	Vivant
KN	M			Enf	Enf	Enf	Non	2018	Vivant
KP	M	Juv	Juv	Juv	SAd	SAd	Oui	2008	Vivant
KT	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1977	Vivant
KW	M	Juv	SAd	SAd	SAd	SAd	Non	2006	Vivant
LA	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2000	Vivant
LK	M	Juv	SAd	SAd	SAd	SAd	Oui	2006	Vivant
LU	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1995	Vivant
LV	M	Juv	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	2011	Vivant
LT	M	Enf	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	2013	Vivant
MB	F	Juv	Juv	Juv	SAd	SAd	Non	2008	Vivant
MD	X	Enf	Enf	Juv	Juv	Juv	Non	2014	Vivant
MJ	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1990	Vivant
MN	M	Juv	SAd	SAd	SAd	SAd	Oui	2006	Vivant
MU	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1994	Mort
NA	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	?	Vivant
ND	F	SAd	SAd	SAd	SAd	SAd	Non	?	Vivant
NE	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1965	Vivant
NH	M	Enf	Enf	Enf	Enf	Enf	Non	?	Vivant
NI	M	Juv	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	?	Vivant
NK	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1985	Vivant
NON	F	Juv	Juv	Juv	SAd	SAd	Non	2008	Vivant
NT	F	Enf	Juv	Juv	Juv	Juv	Non	2013	Vivant
OY	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1985	Vivant
PP	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1980	Mort
PR	M	Juv	Juv	Juv	SAd	SAd	Oui	2008	Vivant
RO	M	Ad					Non	1990	Mort
SA	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1999	Vivant
SM	M			Enf	Enf	Enf	Non	2018	Vivant
SH	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2000	Vivant
TG	?						Non	?	Vivant
TR	F	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Oui	?	Vivant

UL	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	2001	Mort
ZO	M	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Non	1985	Vivant

Ad : adulte (plus de 15 ans) ; SAd : subadulte (de 10 à 15 ans) ; Juv : juvénile (de 3 à 10 ans) et Enf : enfant (moins de 3 ans) (Pontzer & Wrangham, 2006).

VII) Plan et enjeux de la thèse

a. Plan de thèse

Le fait de se concentrer sur la communauté de Sebitoli permettra de combler certaines lacunes dans la littérature, car la sélectivité des espèces d'arbres n'a pas encore été prouvée sur ce site. Une étude sur la sélectivité des arbres a déjà été publiée dans une communauté, mais elle devait être confirmée dans un autre site et approfondie. De plus, ce sujet a ouvert la voie à l'étude de la présence de certains vecteurs dans un milieu naturel non encore étudié. A travers cette thèse pluridisciplinaire, nous utilisons une combinaison de plusieurs disciplines.

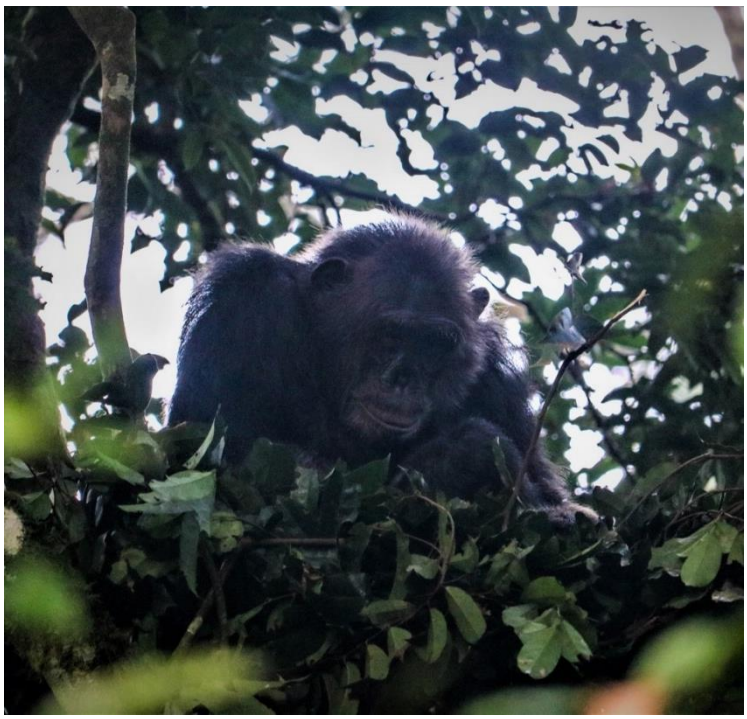
Dans le chapitre 1 (éthologie et botanique), le comportement de construction de nids de Sebitoli sera décrit dans le temps, l'espace et selon les individus. Globalement, la sélectivité des espèces d'arbres et les caractéristiques des nids seront comparées à des études menées sur d'autres sites. Par ailleurs, nous avons mené un recensement des tiques et moustiques pouvant générer des nuisances et des effets pathogènes directs et indirects en étant vecteurs potentiels dans l'environnement de Sebitoli. Les résultats des collectes de moustiques et de tiques seront présentées dans le chapitre 2 (morphologie des insectes, disciplines de l'écologie et de la parasitologie), ce qui illustrera le risque réel pour les chimpanzés. Dans le chapitre 3 (médecine et ethnomédecine), les propriétés médicinales connues de dix espèces d'arbres de nidification seront comparées à dix espèces d'arbres abondantes dans l'environnement, mais non choisies par les chimpanzés pour nicher. Enfin, dans le chapitre 4 (médecine et biomécanique), les propriétés répulsives seront testées avec les huiles essentielles des feuilles des 20 espèces d'arbres Sebitoli contre le moustique africain *Anopheles gambiae*. En parallèle, les propriétés biomécaniques des mêmes espèces d'arbres seront mesurées, afin d'obtenir un aperçu de la sélectivité des arbres chez les chimpanzés de Sebitoli.

b. Enjeux pour l'entreprise impliquée dans cette thèse CIFRE

Cette thèse a été réalisée grâce au programme CIFRE de l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie et au financement de la société La Phocéenne de Cosmétique.

Elle bénéficie ainsi d'un contexte particulier où des résultats fondamentaux sont attendus ainsi que des résultats pratiques pour le financeur. La Phocéenne de Cosmétique est une société française de cosmétiques créée en 1996 à Salon-de-Provence, France par Eric Renard et Xavier Padovani. Leur objectif est de proposer des produits avec un fort pourcentage d'ingrédients d'origine naturelle. Dans cette optique, ils cherchent à développer un répulsif dont la substance active est d'origine naturelle. Une volonté qui répond aussi à la méfiance justifiée vis-à-vis des insecticides de synthèse qui créent des résistances chez les vecteurs (Deletre et al., 2019; Rawlins, 1998). De plus, les biocides seront potentiellement utiles à un plus grand nombre d'individus, car les vecteurs vivant sous les tropiques sont susceptibles de s'étendre sous l'effet du changement climatique en s'acclimatant aux nouvelles conditions chaudes et humides prévues par les scénarios nord et sud du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). Ainsi, la répartition géographique des maladies infectieuses dans le monde serait modifiée et les arbovirus apparaîtraient dans de nouvelles régions (Gould & Higgs, 2009). Par conséquent, la prévention des piqûres de tiques et de moustiques à l'aide de substances naturelles, respectueuses de l'environnement et de l'humain, dérivées de l'observation de nos plus proches parents, serait innovante et très pertinente.

CHAPITRE 1 . DESCRIPTION DE LA CONSTRUCTION DE NID A SEBITOLI





I) Collecte de données sur la construction de nid

a. Collecte de données de long terme

Sur le site de Sebitoli, dans le parc national de Kibale (Ouganda), en 2016, le processus d'habituation commençait à être suffisamment bon pour que les assistants de terrain suivent les chimpanzés de leur réveil jusqu'à la période de construction du nid. Ils notaient des informations systématiques concernant l'individu, les espèces utilisées, la hauteur de construction, la localisation géographique mais aucune collecte de données spécifiques relatives aux nids n'avait été établie à ce moment-là.

Depuis juin 2017, une fiche de relevé de données concernant le comportement de construction de nids est utilisée :

- date de construction du nid,
- point GPS et altitude de l'arbre dans lequel le nid est construit (si plusieurs nids sont distants de moins de 30 m, un seul point GPS est pris pour tous les nids),
- individu concerné, avec l'index de gonflement ano-génital dit « œstrus » si femelle adulte (1 : zone ano-génitale flétrie, 2 : gonflement intermédiaire, 3 : gonflement maximal) (Figure 1-1),

Figure 1-1 Photos illustrant l'index de gonflement ano-génital.



Gauche : 1, milieu : 2, droite : 3.

- autres individus présents dans le groupe pour la nuit,
- heure de début et de fin de la construction (d'après l'observation directe ou le bruit des branches cassées),
- espèce(s) d'arbre(s) où le nid a été construit : « arbre-nid »,
- espèces d'arbres (de taille suffisante pour héberger un nid) et nombre d'arbres de chaque espèce dans un rayon de 10 m autour du nid,
- nombre et espèces botaniques des branches ajoutées à un vieux nid,

- hauteur du nid, estimée à vue après plusieurs tests avec un télémètre,
- diamètre à hauteur de poitrine (DBH) de l'arbre-nid, estimé à vue après plusieurs tests avec un mètre ruban,
- heure de réveil,
- premier comportement au réveil,
- heure à laquelle l'individu quitte le nid.

L'équipe d'observation étant de 2 à 3 personnes le plus souvent et les chimpanzés étant relativement synchrones dans leurs activités de construction de nids, tous les individus d'un groupe ne peuvent pas être observés en train fabriquer leurs nids, et nous devons donc sélectionner un nombre réduit de chimpanzés lors de la construction des nids en fonction du nombre d'observateurs sur place.
La température et l'humidité relative moyenne de la journée sont obtenus grâce au Power Project (https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/).
Dans certains cas, le nid peut être abandonné durant la nuit ; il est alors retiré de nos données. En arrivant le lendemain matin, et si, les chimpanzés sont déjà partis, nous vérifions la présence d'urines et d'excréments frais sous les nids pour confirmer qu'ils y ont passé la nuit.

Au début de cette thèse, une première analyse a été faite en utilisant les données à long terme de juin 2017 à juin 2019 pour déterminer les 10 espèces d'arbres les plus utilisées (chapitres 1, 2, 3 et 4). À la fin de cette thèse, une deuxième analyse a été effectuée en utilisant les données à long terme de janvier 2016 à juillet 2021 (chapitre 1). En raison de la pandémie de COVID-19, les chimpanzés n'ont pas été suivis de nid à nid, de sorte qu'entre mars 2020 et décembre 2020, aucune donnée sur les nids n'a pu être collectée.

b. Mesures effectuées lors des missions sur le terrain

Les missions de terrain ont été menées de janvier 2018 à avril 2018 (par Martin Plancke), de septembre à décembre 2019 et d'octobre à décembre 2021 (par Camille Lacroux). Grâce à l'aide précieuse de l'assistant de terrain, John Kakonge, des données supplémentaires concernant les nids sont collectées, comme la hauteur de l'arbre avec un télémètre.

Le matin, après que le chimpanzé ait quitté le nid, John Kakonge escalade l'arbre avec des griffes d'élagage réglables en acier et un harnais pour y accéder. Cette procédure n'est effectuée que lorsque l'ascension est considérée comme sûre (nid à moins de 15 mètres de haut et structure

des branches environnantes permettant d'attacher une ligne de sécurité depuis le nid). La longueur, la largeur et l'épaisseur du nid ainsi que la distance entre le nid et le tronc sont mesurées à l'aide d'un mètre ruban. Le nombre de branches cassées et pliées est relevé ainsi que le poids des feuilles fraîches qui composent le nid.

c. Analyse statistique

En utilisant R (Team, 2021), nous comparons les moyennes de deux groupes indépendants avec le t-test et les moyennes de plus de deux groupes indépendants avec le test anova. Pour comparer les proportions de deux groupes indépendants, nous utilisons le test du chi-carré. Pour comprendre l'effet potentiellement significatif d'un facteur quantitatif sur une variable quantitative, une régression linéaire est utilisée.

II) Résultats et discussion : le comportement de construction de nid et leur structure à Sebitoli

Entre janvier 2016 et juillet 2021, 2291 nids de nuit ont été décrits chez 51 chimpanzés (77% de la communauté). La répartition des nids collectés avec les données de long terme et de missions est disponible dans la Tableau 1-1.

Tableau 1-1 Répartition des nids observés à Sebitoli avec les données de longs termes et de missions.

	Catégories	Nombre de nids	
		Données de long terme	Données de missions de terrain
Total		2291	88
Saison	Sèche	1083	38
	Des pluies	1208	50
Sexe	Femelle	897	17
	Mâle	1211	54
	Non identifié	183	17
Age	Adulte	1503	58
	Subadulte	407	11
	Juvénile	193	1
	Non identifié	188	18
Œstrus	1	544	12
	2	83	1
	3	73	1
	Non visible	67	1
Enfant non sevré	Femelle avec	395	13
	Femelle sans	372	3

a. Nids avec plusieurs espèces végétales

La très grande majorité (98,6%) des nids sont faits d'une seule espèce d'arbre. Seul 32 nids sont composés de différentes espèces d'arbres et de lianes. Dans un cas, il y a jusqu'à quatre espèces végétales différentes composant le nid, y compris une liane. Ce comportement n'est pas statistiquement différent selon la saison (test du chi-deux, *p-valeur* = 0,2367), selon le sexe (test du chi-deux, *p-valeur* = 1) ou selon l'âge de l'individu (test du chi-deux, *p-valeur* = 0,6120). Cette faible proportion de nids avec plusieurs espèces végétales (1,4%) est comparable au 1,84% trouvé dans la réserve forestière de Kom-Wim au Cameroun (Fotang et al., 2021), mais beaucoup plus faible que les 34% à Fongoli au Sénégal, ce qui semble s'expliquer principalement par les nombreux nids au sol (Stewart, 2011b). En outre, la majeure partie de nos données (long terme) et celles du Cameroun sous-estiment potentiellement toutes les plantes impliquées dans un nid car les observations sont faites depuis le sol contrairement aux nids escaladés comme à Fongoli et à Issa en Tanzanie (20 à 27% de nids avec plusieurs espèces végétales) (Stewart, 2011b).

b. Réutilisation d'un ancien nid

Dans 5,24% des cas (N = 120), les nids sont construits en ajoutant de nouvelles branches de la même espèce botanique à un ancien nid. Cette réutilisation de vieux nid à Sebitoli est comparable à celle observée à Issa (6%) et plus faible que celui à Fongoli (11%) (Stewart, 2011b) et à Kanyawara (14,3%) dans le même parc national (Llorente Caño, 2003). Ce comportement n'est pas statistiquement différent selon la saison (test du chi-deux, *p-valeur* = 0,1747), selon le sexe (test du chi-deux, *p-valeur* = 0,4380) ou selon l'âge de l'individu (test du chi-deux, *p-valeur* = 0,9571). La réutilisation d'un ancien nid ne semble pas être une réponse aux conditions météorologiques, mais probablement la réponse d'une communauté à un type d'habitat. Ainsi, certains chimpanzés vivant dans des savanes avec une densité plus faible en arbres ou avec une saisonnalité plus extrême réutilisent plus fréquemment les nids (Stewart, 2011b). D'autre part, comme la réutilisation d'un ancien nid prend moins de temps que la construction d'un nouveau, cette économie d'énergie peut permettre à certaines communautés de passer plus de temps dans la recherche de nourriture ou certaines activités sociales.

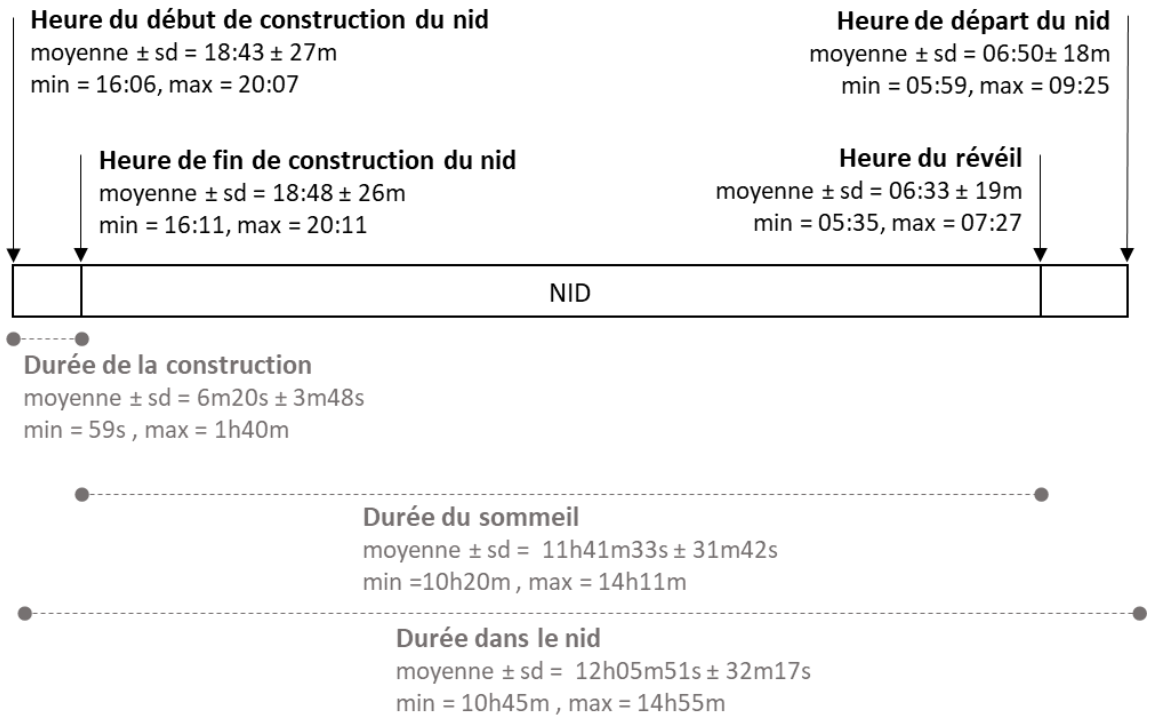
c. Durée et temps associés au comportement de construction du nid

Nous excluons les cas de réutilisation de vieux nids pour étudier la durée de construction du nid.

A Sebitoli, en moyenne, les chimpanzés commencent à construire leur nid à 18:43 contre 18:36 dans la communauté de Kanyawara, plus au Sud (Llorente Caño, 2003). A noter, qu'il existe une amplitude de 4 heures entre l'individu qui s'est couché le plus tôt (16:06) et celui qui s'est couché le plus tard (20:07), des situations particulières peuvent entrer en compte : un individu malade, une visite de champ ou un patrouillage par exemple. Ils ont besoin d'en moyenne 6 minutes et 20 secondes pour construire leur nid, ce qui est plus long que les 5 minutes et 20 secondes à Kanyawara (Llorente Caño, 2003) ou que les 3 minutes et 54 secondes observées à Fongoli (Stewart, 2011b). Ils se réveillent (premier bruit de branches et de mouvement) en moyenne à 06:33 et quittent le nid à 06:50 (Figure 1-2). Les chimpanzés de Kanyawara quittent aussi en moyenne le nid à 06h51 (Llorente Caño, 2003). A noter qu'il existe aussi une amplitude important entre l'individu qui a quitté le nid le plus tôt (05:59) et celui qui a quitté le plus tard (09 :25), sachant que nos équipes arrivent parfois trop tard et donc il est possible que des individus soient partis encore plus tôt. Cette variation pourrait dépendre de l'état de santé de l'individu ou de la proximité de source de nourriture la plus proche par exemple. La durée totale passée dans le nid, c'est-à-dire entre le moment où ils commencent à le construire et celui où ils le quittent, est en moyenne de 12 heures et 06 minutes, un peu plus que les 11 heures et 58 minutes à Kanayawara (Llorente Caño, 2003). Kanyawaza et Sebitoli sont à quelques dizaines de kilomètres l'une de l'autre et donc on peut considérer que les conditions météorologiques sont très similaires, ainsi la durée de construction, la durée passée dans le nid et les heures à laquelle ils choisissent de se coucher semblent être dépendantes des individus qui composent une communauté et non des conditions environnementales. La durée estimée de leur sommeil nocturne, c'est-à-dire entre le moment où ils terminent la construction du nid et le moment où ils se réveillent, est d'environ 11 heures et 42 minutes. Il s'agit bien d'une durée de sommeil 'potentiel' car il n'est pas possible de savoir combien de temps le chimpanzé met pour s'endormir. A noter que Sebitoli est une communauté particulière qui présente une forte activité nocturne identifiée avec des caméras-pièges (voir Article 1 dans les annexes). Nos données ne prennent en compte que les individus que nous avons suivi jusqu'à la construction de leur nid, ce qui implique rarement les individus visitant les champs qui sont très discrets et difficiles à suivre. De plus, nos équipes rentrent à la station après la tombée de

la nuit pour des raisons de sécurité (comme éviter les éléphants la nuit) et ne peuvent pas attendre la construction des nids plus tard. Les caméras-pièges installés dans les champs en bordure du parc montrent une certaine activité des individus après 20:00, un comportement que l'on pense être une adaptation pour éviter les fermiers qui gardent leurs champs. Ainsi, il est difficile de savoir si ces individus (i) se couchent après avoir visité les champs, (ii) ont construit un nid plus tôt dans la soirée, et le quittent pour visiter les champs et y revenir ensuite. La deuxième hypothèse pourrait être soutenue par une étude montrant que les individus dorment 8,81 heures avec un sommeil non continu et ponctué de nombreux réveils même si cette étude est conduite sur des chimpanzés en captivité (Videan, 2006b). Cette étude implique en effet des individus n'ayant pas possibilité de construire des nids, ce qui modifie certainement la qualité de leur sommeil qui plus est dans des conditions fortement différentes du milieu naturel. Mais elle montre tout de même la discontinuité du sommeil nocturne chez ces chimpanzés.

Figure 1-2 Heure et durée du comportement associé aux nids.



Effet de la saison et des conditions météorologiques

Les durées de construction du nid ou le temps passé dans le nid ne sont pas statistiquement différents selon les saisons (tous les t-tests, *p-valeur* > 0,05). Mais la durée du sommeil potentiel est plus longue pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche (11h 44m 10s vs 11h 38m 29s, t-test, t = -2,76, df = 927, *p-valeur* = 0,0059), en partie parce que les chimpanzés à

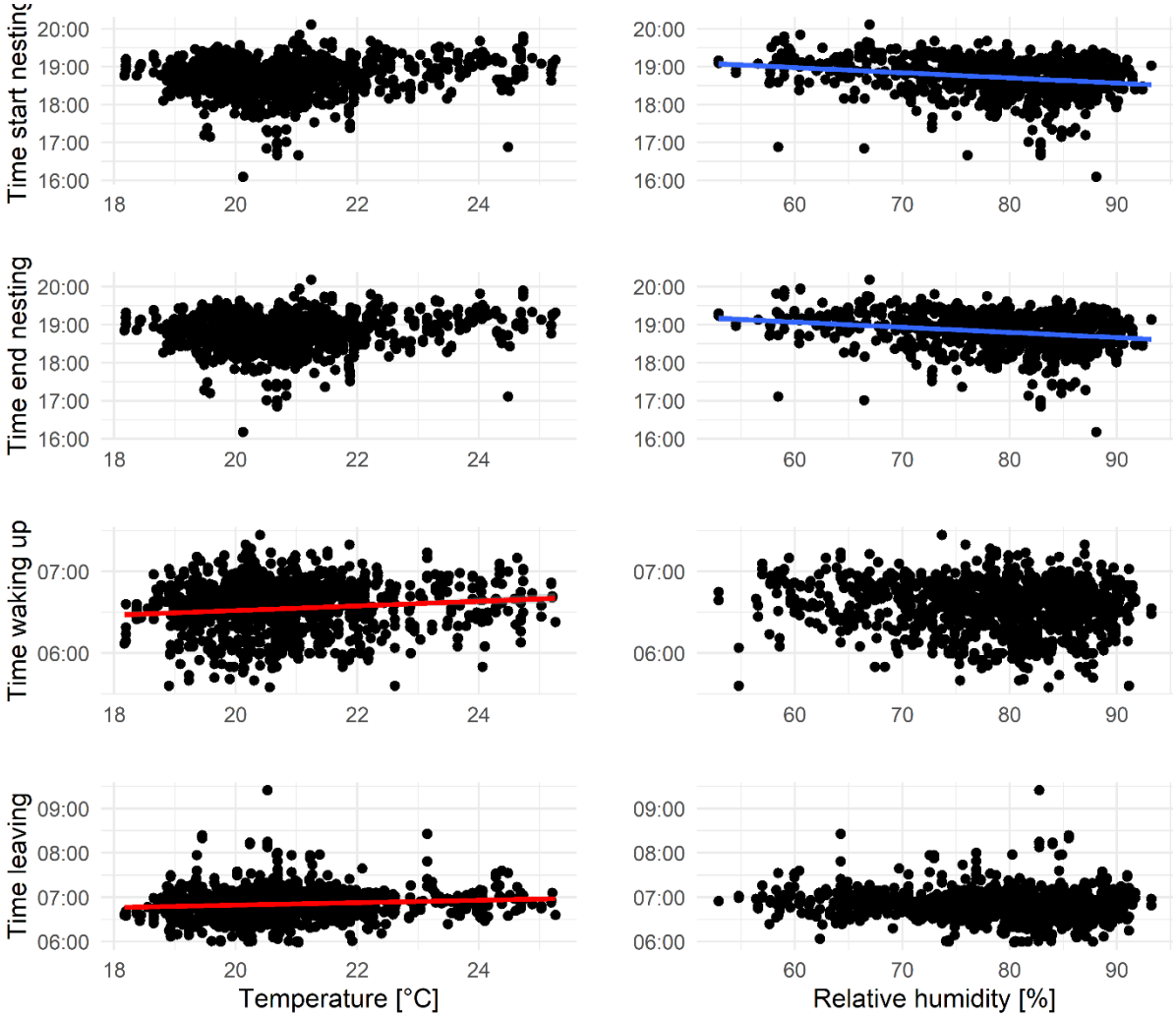
Sebitoli commencent à construire leur nid plus tôt (18:39 vs 18:48, t-test, t = 6,13, df = 1247, *p-valeur* < 0,0001). L'heure de début la construction des nids est comparable au 18:48 observée seulement pendant la saison sèche à Fongoli (Stewart, 2011b). Les chimpanzés de Gombe construisent eux aussi leurs nids plus tôt pendant la saison des pluies (Goodall, 1962).

Ces résultats trouvés à l'échelle de la saison sont en partie expliqués par des comportements liés aux conditions météorologiques de la journée.

Plus la journée est chaude, plus les chimpanzés se réveillent (régression linaire : coefficient = 804,76, *p-valeur* = 0,0113) et quittent le nid tard (régression linaire : coefficient = 871,28, *p-valeur* = 0,0021). Toutefois, cela impacte peu l'heure à laquelle ils construisent (régression linéaire, *p-valeur* = 0,0514) et finissent leurs nids (régression linéaire, *p-valeur* = 0,0508) (Figure 1-3). En parallèle, plus la journée est humide, plus les chimpanzés commencent à construire leurs nids tôt (régression linaire : coefficient = -1064,6, *p-valeur* < 0,0001) et à finir de le construire tôt (régression linaire : coefficient = -1052,9, *p-valeur* < 0,0001) mais cela n'impacte pas l'heure à laquelle ils se réveillent (régression linéaire : *p-valeur* = 0,5322) ni ne quittent leurs nids (régression linéaire : *p-valeur* = 0,8492) (Figure 1-3).

Ainsi, la température l'humidité relative de la journée impactent positivement la durée de sommeil potentiel des chimpanzés (régression linéaire : coefficients > 0, *p-valeur* < 0,005), la durée passée dans le nid (régression linéaire : coefficients > 0, *p-valeur* < 0,005), mais n'impactent pas la durée de construction des nids (régression linéaire : *p-valeur* > 0,5).

Figure 1-3 Heures de construction, de réveil et de départ du nid selon la température ou l'humidité relative de la journée.



Lignes représentent les droites de régression linéaire des heures en fonction de la température de la journée (rouge) et de l'humidité relative (bleue) lorsque l'effet est significatif.

Effet du sexe de l'individu

La durée de construction du nid à Sebitoli n'est pas statistiquement différente selon le sexe de l'individu (t-test, *p-valeur* = 0,1789) contrairement aux chimpanzés de Fongoli où les femelles ont passé significativement plus de temps à construire leur nid que les mâles (Stewart, 2011b). L'hypothèse alors avancée était que certaines de ces femelles devaient aussi construire pour leur enfant non sevré et donc passeraient plus de temps à construire une structure sûre pour elle et leur enfant. En parallèle, la durée du sommeil potentiel est plus courte chez les individus mâles que les femelles (11h 38m 12s vs 11h 46m 07s, t-test, t = 3,77, df = 848, *p-valeur* = 0,0002) ainsi que la durée dans le nid (12h 01m 25s vs 12h 12m 09s, t-test, t = 3.77, df = 931, *p-valeur* < 0,0001). Cela peut être partiellement expliqué par le fait que les mâles construisent

leur nid plus tard que les femelles (18:46 vs 18:39, t-test, t = -4,46, df = 1042, *p-valeur* < 0,0001). Ce qui corrobore les résultats de Lodwick et ses collègues (2004) qui avaient trouvé que les mâles ont des périodes d'activités la journée plus longues et donc des périodes de repos la nuit plus courtes par rapport aux femelles.

Effet de l'âge de l'individu

Les durées de construction du nid et de sommeil potentiel ne sont pas statistiquement différentes selon la classe d'âge individuelle (anova, *p-valeur* > 0,05). Chez les chimpanzés de Fongoli, dont l'étude ne différencie pas les juvéniles des sub-adultes, trouve des durées de construction similaire entre les immatures des adultes (Stewart, 2011b). La durée passée dans le nid est plus longue pour les juvéniles que pour les adultes et sub-adultes (12h 09m 57s, 12h 07m 02s et 12h 01m 21s respectivement, anova, *p-valeur* = 0,0464) même si les juvéniles et subadultes quittent généralement le nid plus tôt que les adultes (06:49 vs 06:52, anova, *p-valeur* = 0,0374).

Effet de l'œstrus de la femelle

La durée de construction du nid n'est pas statistiquement différente selon l'œstrus de la femelle (anova, *p-valeur* > 0,05). La durée passée dans le nid est plus courte chez les femelles avec un œstrus 3 que les femelles avec un œstrus 2 et 1 (11h 59m 21s, 12h 08m 58s et 12h 13m 54s respectivement, anova, *p-valeur* = 0,03), de même pour la durée de sommeil potentiel (11h 30m 43s, 11h 45m 04s et 11h 47m 31s respectivement, anova, *p-valeur* = 0,0171). Ce qui pourrait être dû au fait que les femelles avec un œstrus 3 se lèvent généralement plus tôt que les femelles avec un œstrus 2 et 1 (06:28, 06:38 et 06:35 respectivement, anova, *p-valeur* = 0,0374). Ce qui corrobore les résultats de Lodwick et ses collègues (2004) qui avaient trouvé que les femelles en œstrus avaient des périodes d'activités plus longues et donc des périodes de repos plus courtes par rapport aux femelles non réceptives.

Effet de la présence d'un enfant non sevré

Les durées de construction du nid, de sommeil potentiel et passé dans le nid ne sont pas statistiquement différentes selon que la femelle soit seule (N = 372) ou est un enfant sevré avec elle (N = 395) (t-test, *p-valeur* > 0,05). De même, les heures de début, de fin de construction, de lever et de départ du nid ne sont pas statistiquement différentes selon que la femelle soit seule ou avec un enfant non sevré (t-test, *p-valeur* > 0,05). Ainsi l'hypothèse que les femelles ayant des enfants passent plus de temps à construire leurs nids n'est pas validée.

d. Taille du groupe pour la nuit

Au moment de construire les nids, la taille des groupes est d'environ 6,1 ± 3,48 individus. Il s'agit de groupe de nid plus grand qu'à Bulindi dans le district d'Hoima en Ouganda qui varie entre 3,2 et 4,7 individus sur deux périodes d'étude (Dijk et al., 2021), ou des 5,4 individus à Ugalla en Tanzanie (Ogawa et al., 2007), ou des 4 individus à Assirik au Sénégal et à Semliki en Ouganda (Hunt & McGrew, 2002).

Effet de la saison et des conditions météorologiques

Les chimpanzés dorment en groupes plus importants pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche (6,57 vs 5,66, t-test, t = -6,36, df = 2284,5, *p-valeur* < 0,0001). La taille du groupe est corrélée positivement à l'humidité relative (régression linaire : coefficient = 1,33, *p-valeur* < 0,0001) et à la température de la journée (régression linaire : coefficient = 3,26, *p-valeur* < 0,0001). Cela peut faire partie de la stratégie d'évitement des vecteurs, où les chimpanzés pendant les périodes de forte présence de vecteurs (supposée être la saison des pluies avec une forte humidité relative) pourraient dormir en groupes plus importants (Samson et al., 2019).

Effet de l'œstrus de la femelle

En parallèle, les groupes comportant des femelles en œstrus 3 sont significativement plus grands que ceux avec seulement des femelles en'œstrus 1 ou 2 (7,48 vs 5,86 et 5,34, anova, *p-valeur* = 0,0003). Ce résultat permet de suggérer que la présence de femelles en œstrus 3 attire davantage d'individus pour la période nocturne comme observé pendant la journée (D. P. Anderson et al., 2002).

Dans 242 cas, des chimpanzés ont partagé le même arbre pour la construction de leur nid : 205 fois cela concernait deux chimpanzés, 34 fois, trois chimpanzés, 2 fois, quatre chimpanzés et une fois, cinq chimpanzés. Dans 47,52% des cas (N = 115) il s'agit de membres apparentés alors que 18,60% (N = 45) sont des associations de mâles non apparentés ; 12,40% (N = 30) sont des associations de femelles probablement non apparentées, particulièrement un duo de vieilles femelles PP et GL ; 7,85% (N = 19) sont des associations de mâles avec des femelles non apparentées et non cyclées ; 7,02% (N = 17) sont des associations de mâles avec une femelle cyclée et non apparentée et le reste correspond à des individus non identifiés.

Le fait de dormir dans le même arbre semble être principalement le fait de matrilignage à savoir des femelles adultes et leurs enfants sevrés. Les femelles avec un œstrus 3 attirent des mâles qui pourraient se positionner dans le même arbre pour les garder comme le suggère de Koops et ses collègues (2007) qui postulent que les mâles à Nimba construisaient des nids au sol sous l'arbre d'une femelle en œstrus avec une fonction de « mate-guarding » (c'est-à-dire, un mâle qui empêche une femelle réceptive de copuler avec d'autres mâles en maintenant une proximité étroite avec elle). Toutefois, il existe de nombreuses autres associations que les relations d'apparentement (près de 50% des cas) et celles de possible « mate-guarding » (7%) et ainsi le fait de dormir dans un même arbre à Sebitoli semble assez commun, même entre mâles-mâles (18%) et femelles-femelles (12%).

III) Caractéristiques physiques de l'arbre et du nid

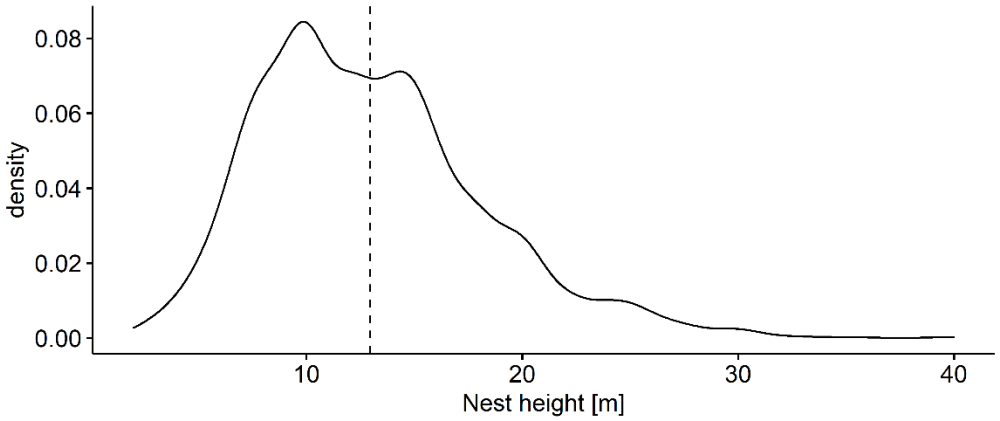
Sur 40 sites d'étude de l'Est à l'Ouest de l'Afrique : (i) la hauteur des nids est identifiée et fait l'objet de 46 publications où dans 6 cas, des nids sont construits au sol, la hauteur maximum d'un nid est de 50 m au Lac Télé, Congo et la hauteur moyenne est de 13,05 m et varie entre 5 m à Fongoli, Sénégal et 21,9 m à Bechati, Cameroun ; (ii) la hauteur de l'arbre dans lequel le nid est construit est identifiée et fait l'objet de 16 publications où la hauteur minimum est de 1 m à Kom-Wum, Cameroun et à Fongoli, Sénégal, la hauteur maximum est de 53 m à Gola, Sierra Leone et la hauteur moyenne est de 16,2 m et varie entre 9,2 m à Fongoli et 30 m à Gola ; (iii) le diamètre de l'arbre dans lequel le nid est construit est identifié et fait l'objet de 25 publications où le diamètre minimum est de 2 cm à Fongoli, le diamètre maximum est de 354,8 cm à Fongoli et le diamètre moyen est de 33,00 cm et varie entre 10 cm à Kamgang, Cameroun et 76,7 cm à Loango, Gabon (Tableau 1-2).
Il est important de noter que la majorité des études ne différencient pas les nids de jour et de nuit comme nous l'avons fait.

a. Hauteur du nid dans l'arbre

A Sebitoli, à partir des données de long terme, on observe que les chimpanzés construisent des nids à une hauteur moyenne de 12,95 ± 5,19 mètres (N = 2043), le plus bas étant enregistré à 2 mètres et le plus haut à 40 mètres (Figure 1-4). Cette valeur moyenne est

assez courante par rapport à ce qui a pu être trouvé chez les autres communautés (13,05 m) (Tableau 1-2).

Figure 1-4 Histogramme des hauteurs de nids observées à Sebitoli.



Effet de la saison et des conditions météorologique

La hauteur du nid dans l'arbre ne varie pas significativement entre la saison des pluies (N = 1095) et la saison sèche (N = 948) (t-test, *p-valeur* = 0,2703). Cependant, la hauteur du nid est corrélée négativement avec la température de la journée (régression linéaire : coefficient = -2,48, *p-valeur* = 0,0346) mais n'est pas significativement impactée par l'humidité relative (régression linéaire : *p-valeur* = 0,8743). Nos résultats diffèrent de l'étude de Koops et ses collègues (2012) qui avait trouvé des nids construits plus haut en fonction de l'humidité relative et donc en saison des pluies. Les auteurs arguent que les chimpanzés adapteraient la hauteur de leurs nids pour des raisons de thermorégulation, c'est-à-dire, choisissent un environnement plus chaud et moins humide en saison des pluies en construisant leur nid plus loin du sol. A Sebitoli, les chimpanzés pourraient également adapter la hauteur du nid pour des raisons de thermorégulation, mais cela se traduirait par le fait que lorsqu'il fait plus froid, les individus construisent leur nid plus haut.

Effet du sexe de l'individu

Les nids des femelles (N = 829) sont significativement plus haut que ceux des mâles (N = 1083) (14,14 m vs 12,17 m, t-test : t = 8,36, df = 1771, *p-valeur* < 0,0001) ce qui est en accord avec la littérature (Brownlow et al., 2001; Pruetz et al., 2008; Samson, 2012; Stewart, 2011b). Cela serait dû au dimorphisme sexuel de la masse corporelle, avec des mâles ayant en moyenne plus de 30% de masse que les femelles (Jungers & Susman, 1984). Comme ils sont plus lourds, le risque que les branches cèdent sous leur poids est plus important. Ils pourraient donc construire

leurs nids plus près du sol afin de minimiser potentiellement le risque de blessure par chute ou bien parce que les branches basses sont de plus gros diamètres.

Effet de l'âge de l'individu

Les juvéniles construisent des nids (N = 156) plus hauts que les sub-adultes (N = 397) et que les adultes (N = 1369) (13,9 m, 13,2 m et 12,9 m respectivement, anova, *p-valeur* = 0,0414). Ce phénomène est possible grâce à la plus faible masse des juvéniles qui peuvent accéder à des branches plus fines présentes dans les parties plus hautes de l'arbre.

Effet de l'œstrus de la femelle

Les femelles avec un œstrus 3 (N = 71) construisent leurs nids plus bas que les femelles avec un œstrus 2 (N = 74) et avec un œstrus 1 (N = 520) (12,4 m, 13,5 m et 14,3 m respectivement, anova, *p-valeur* = 0,0414). Ce comportement pourrait être la résultante d'une possible difficulté des femelles à aller en hauteur avec leur gonflement uro-génital, une hypothèse non testée. En parallèle, il est intéressant de noter que chez les bonobos, les mâles construisent leurs nids après et sous une femelle cyclée pour minimiser l'accès par les autres mâles au nid de la femelle (Fruth & Hohmann, 1993).

Tableau 1-2 Hauteur du nid moyenne et caractéristiques de l'arbre dans la littérature pour les chimpanzés.

Pays, Communauté	Nids	Hauteur du nid (m)		Hauteur de l'arbre (m)		DBH de l'arbre (cm)		Référence
		Moy ± sd	min - max	Moy ± sd	min - max	Moy ± sd	min - max	
PAN TROGLODYTES ELLIOTI								
Cameroun, Andu	113	17,4 ± 5,6	10 - 27					(Last & Muh, 2013)
Cameroun, Babanki-Finge	40	9,1 ± 3,1						(Doumbé, 2014 cité par Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Bechati	20	21,9 ± 8,3	6 - 40					(Last & Muh, 2013)
Cameroun, Bekob	397	10,8 ± 5,2				23,5 ± 15,5		(Abwe, 2018 cité par Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Ganga	2014	13,3 ± 5,9				23,1 ± 16,4		(Abwe, 2018 cité par Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Kamgang	249	11,6 ± 7,8				10,0 ± 8,4		(Kamgang et al., 2018) *
Cameroun, Kom-Wum	851	15,5 ± 5,4	1,0 - 33,4	17,0 ± 5,8	1,0 - 37,9	42,0 ± 23,8	3,8 - 155,3	(Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Mone-Oku		18,0 ± 8,7				36,0 ± 20,3		(Wade, 2020 cité par Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Njuma	639	13,2 ± 5,9				22,7 ± 17,9		(Abwe, 2018 cité par Fotang et al., 2021) *
Cameroun, Tofala Sanctuary	87	15,8 ± 7,1						(Njukang et al., 2019) *
Nigéria, Ngel Nyaki	311	20,5 ± 7,2				37,6 ± 23,0		(Dutton et al., 2017) *
Nigéria, Gashaka Gumti		8				61,8 ± 41,5		(Fowler, 2006 cité par Fotang et al., 2021) *
Nigéria, Ise-Forest	61	19,1 ± 6,8		24,2 ± 5,9		20,6 ± 4,1		(Ogunjemite et al., 2005) *
PAN TROGLODYTES SCHWEINFURTHII								
Burundi, Kibira	471	12,1 ± 5,8	3,0 - 33,2	17,0 ± 5,0		36,3 ± 16,2		(Hakizimana et al., 2015) *
RDC, Ishasha		13,5						(Sept, 1992 cité par McCarthy et al., 2017) *
RDC, Kahuzi-Biega	310	9,6		12,3		29,8		(Basabose & Yamagiwa, 2002)
Ouganda, Budongo	601	12,1	2,5 - 32,5			26,4		(Brownlow et al., 2001)
Ouganda, Bwindi	3414	16,1 ± 6,2	- 46					(Stanford & O'Malley, 2008) *
Ouganda, Hoima and Masindri Districts	881	10,9 ± 5,5	0 - 33					(McCarthy et al., 2017) *
	1028	11,5 ± 7,6	0 – 42	17,3 ± 9,5	1,8 – 47	46,0 ± 35,1	5 - 190	(Dijk et al., 2021)
Ouganda, Kanyawara	937	11,3 ± 4,9	0 - 32	12,2 ± 5,0	3 - 35	20,0 ± 18,1	1,6 – 216,4	(Llorente Caño, 2003)

Ouganda, Sebitoli		**13,0 ± 5,2**	**2 - 40**	**15,7 ± 7,6**	**4 - 36**	**36,2 ± 20,7**	**6 - 305**	**Cette thèse**
Ouganda, Semliki	324	11,0 ± 5,8	1,5 - 47,8			45	6 - 197	(Hunt & McGrew, 2002) *
Ouganda, Toro-Semliki	65	8,8 ± 3,4	3,2 – 19,5					(Samson, 2012) *
Tanzanie, Issa	2167	12,2 ± 4,2	1,2 - 33,0	17,7 ± 5,7	3,1 - 43,8	35,6 ± 15,8	8,3 - 147,4	(Hernandez-Aguilar et al., 2013) *
	521	12,3	2 - 43	16,4	2 - 53	28,4	3 – 199,5	(Stewart, 2011b) *
Tanzanie, Kasakanti Basin		19						(Izawa & Itani, 1966 cité par Baldwin, 1979) *
Tanzanie, Ntakata et Kakungu	154	13,9	4 - 30					(Ogawa et al., 2006) *
Tanzanie, Ugalla	455	13,4 ± 5,1	3 - 30	19,8 ± 5,5	5 - 35	39,6 ± 19,3	4,3 - 121,3	(Ogawa et al., 2007) *
PAN TROGLODYTES TROGLODYTES								
Congo, Goualougou	247	17,3 ± 7,4						(Sanz et al., 2007) *
Congo, Lac Télé	486	11,0	1,2 - 50					(Poulsen & Clark, 2004) *
Gabon, Loango	452	12,5				76,7		(Furuichi et al., 1997) *
Gabon, Lope		11,7	2 - 45					(Wrogemann, 1992 cité par McCarthy et al., 2017) *
Gabon, Pongara	101	13,4	4 - 34					(Petre et al., 2007) *
Guinée équatoriale, Rio Muni	252	10				19-23		(Baldwin et al., 1981) *
PAN TROGLODYTES VERUS								
Côte d'Ivoire, Nimba	764	8,0 ± 4,6	0 - 26			27,9 ± 24,0		(Granier et al., 2014) *
Guinée-Bissau, Lagaos	312	16,1 ± 5,2	4 - 38					(Sousa et al., 2014) *
	459	14,6						(Carvalho et al., 2015) *
Guinée, Seringbara	1376	11,3 ± 6,3				24,5 ± 19,5		(Koops et al., 2012)
Libéria, Sapo	67	12						(J. R. Anderson et al., 1983) *
Sénégal, Assirik	2834	11,3	2 - 40	14,2	2 - 40			(Baldwin, 1979) *
	694	13,6 ± 4,2		14,5 ± 4,4				(Pruetz et al., 2008) *
Sénégal, Bagnomba	550	7,9 ± 3,6	0 - 25	10,5 ± 3,9	0 - 29			(Badji et al., 2018) *
Sénégal, Fongoli	2410	8,3 ± 4,1		11,2 ± 4,4				(Pruetz et al., 2008) *
	476	5	0 - 16	9,2	1 - 27	21,6	2 - 354,8	(Stewart, 2011b)
Sierra Leone, Gola	96	21,3 ± 5,6	6 - 36	30 ± 6,3	9 - 53	32,6 ± 10,2	18 - 76	(Barca et al., 2018) *

** études ne différenciant pas les nids de jour des nids de nuit.*

b. Hauteur de l'arbre

Concernant la hauteur de l'arbre dans lequel le nid est construit, nous obtenons une hauteur moyenne des arbres de 15,65 ± 7,63 mètres (N = 104), l'arbre le plus bas étant de 4 mètres et le plus haut de 36 mètres. Une valeur moyenne de la hauteur des arbres qui est plus basse mais reste assez proche de la valeur moyenne globale trouvée sur les autres sites d'études (18,3 m) (Tableau 1-2).

La hauteur de l'arbre choisi pour construire un nid ne varie pas significativement entre la saison des pluies (N = 59) et la saison sèche (N = 45) (t-test, *p-valeur* = 0,6652) comme l'étude précédente de Stewart (2011b). La hauteur de l'arbre n'est pas significativement corrélée avec la température (régression linéaire : *p-valeur* = 0,7630) ou l'humidité (régression linéaire : *p-valeur* = 0,5730) de la journée.
La hauteur de l'arbre choisi pour construire un nid ne varie pas significativement entre les mâles (N = 56) et les femelles (N = 32) (t-test, *p-valeur* = 0,3704) comme l'étude précédente de Stewart (2011b).
Nous n'avons pas pu obtenir de données suffisantes (3 juvéniles, 22 subadultes et 63 adultes) pour étudier si les immatures construisent leurs nids dans de plus grands arbres que les adultes (Stewart, 2011b). En effet, la hauteur de l'arbre est une donnée qui n'est pas collectée sur le long terme, mais que nous avons collectée dans le cadre de l'ascension des nids, il y a donc moins de données collectées. D'autre part, les valeurs sont susceptibles d'être biaisées négativement par le fait que le nid doit être suffisamment sûr pour l'ascension (< 15 m).

c. Diamètre de l'arbre (DBH)

En parallèle, le diamètre (DBH) moyen des arbres dans lequel les nids sont est de 36,16 ± 20,66 centimètres (N = 1660), le plus fin étant un arbre de 6 centimètres de diamètre, le plus large étant de 305 centimètres. Cette valeur moyenne est assez proche de la valeur moyenne globale trouvée sur les autres sites d'études (30,95 cm) (Tableau 1-2).

Le diamètre de l'arbre utilisé pour construire le nid varie en fonction des saisons avec des arbres plus fins en saison sèche (N = 737) qu'en saison des pluies (N = 923) (34,36 cm vs 37,60 cm, t-test : t = -3,21, *p-valeur* = 0,0013). Cette différence entre les saisons repose en partie sur le

fait que plus il fait humide et plus le chimpanzé choisit un arbre avec un plus gros tronc (régression linéaire : coefficient = 4,21, *p-valeur* = 0,0131). Ce résultat diffère de celui mesuré dans la communauté d'Issa en Tanzanie où aucune différence dans le diamètre de l'arbre-nid n'avait été remarquée entre les saisons (Stewart, 2011b). Il est possible que les arbres de plus gros diamètre soient plus faciles à grimper lorsque l'écorce est trempée, ce qui est le cas d'après John Kakonge.

Les femelles (N = 704) construisent leurs nids dans de plus gros arbres que les mâles (N = 866) (38,2 vs 34,5 cm, t-test, t = 3,76, *p-valeur* = 0,0002). Ce résultat est en accord avec une étude précédente (Stewart, 2011b) mais aucune explication n'a encore été exprimée.

Le diamètre de l'arbre choisi pour construire un nid ne varie pas significativement entre les classes d'âges (t-test, *p-valeur* = 0,3704) en accord avec une étude précédente (Stewart, 2011b).

d. Caractéristiques physiques du nid

Nous avons étudié en détail les caractéristiques physiques de 88 nids. Ces nids ne sont pas circulaires mais ovales, avec une longueur moyenne de 76,03 ± 28,05 centimètres, une largeur de 58,26 ± 28,05 centimètres. L'épaisseur moyenne mesure 17,78 ± 9,53 centimètres. Ces mesures sont inférieures à celles obtenues pour les nids de sept autres sites (Tableau 1-3).

Les nids sont à une distance moyenne de 9,11 ± 18,02 centimètres (min-max : 0 – 77 cm) du tronc ou d'une branche principale. Les feuilles composant les nids fraichement construits pèsent en moyenne 2,95 ± 1,60 kilos (min-max : 0,77 - 10,24 kg).

Tableau 1-3 Caractéristiques du nid des chimpanzés dans la littérature.

Pays, Communauté	**Nids**	**Longueur (cm)** Moy ± sd (min - max)	**Largeur (cm)** Moy ± sd (min -max)	**Epaisseur (cm)** Moy ± sd (min - max)	**Référence**
PAN TROGLODYTES ELLIOTI					
PAN TROGLODYTES SCHWEINFURTHII					
Tanzanie, Issa	105	85,6 (36 - 135)	68 (34 - 102)	12,6 (1,6 - 30,2)	(Stewart, 2011b)
Tanzanie, Kasakanti Basin		112	89	51	(Izawa & Itani, 1966 cité par Baldwin, 1979)
Ouganda, Kanyawara	68	96 (70 - 120)	75 (50 - 100)	20	(Llorente Caño, 2003)
Ouganda, Sebitoli		**76,0 ± 28,0 (33 - 147)**	**58,3 ± 21,0 (24 - 110)**	**17,8 ± 9,5 (5 - 56)**	**Cette thèse**
Ouganda, Toro-Semliki	63	93 ± 16 (51 - 151)	71 ± 12 (45 - 97)	34,3 ± 13,5 (11 - 81)	(Samson, 2012)
PAN TROGLODYTES TROGLODYTES					
Gabon, Pongaea	107	68,9 ± 11,7 (55 - 130)			(Petre et al., 2007)
PAN TROGLODYTES VERUS					
Sénégal, Assirik	157	80 (20 - 180)	60 (20 - 110)	40 (20 - 80)	(Baldwin, 1979)
Sénégal, Fongoli	143	88,9 (38 - 138)	71,7 (32 - 112)	13 (1 - 40)	(Stewart, 2011b)

Effet de la saison et des conditions météorologiques

Aucune caractéristique physique du nid n'est statistiquement différente selon les saisons (tous les t-tests, *p-valeur* > 0,05). Il n'y a donc pas d'adaptation particulière dans la structure du nid aux conditions de température et d'humidité relative de la journée (toutes les régressions linéaires : *p-valeur* > 0,05).

Effet du sexe de l'individu

Les nids sont plus longs chez les mâles que chez les femelles (79,30 vs 62,05 cm, t-test : t = -2,71, df = 31, *p-valeur* = 0,0110) et plus épais (19,06 vs 13,40 cm, t-test : t = -2,09, df = 34, *p-valeur* = 0,0438). Les autres caractéristiques physiques ne sont pas différentes selon le sexe (tous les t-test, p-valeur > 0,05). Ces résultats sont identiques à ceux trouvés chez les chimpanzés mâles et femelles de Fongoli (Stewart, 2011b) et similaires à ceux que Samson (2012) a trouvé à Toro-Semliki : les nids les plus hauts dans les arbres étaient les plus petits et que les femelles construisaient plus en hauteur. Il s'agirait d'une autre conséquence du dimorphisme sexuel : un nid plus grand et épais pour sécuriser les mâles plus lourds.

Effet de l'âge de l'individu

Nous n'avons pas pu obtenir de données suffisantes pour comparer les caractéristiques physiques du nid entre les catégories d'âge (toutes les anovas, *p-valeur* > 0,05) comme à Fongoli (Stewart, 2011b). Il est noté qu'une tendance existe où les nids des subadultes sont plus courts en longueur et largeur que ceux des adultes (66,45 x 48,91 cm vs 76,77 x 65,17 cm), contrairement aux données des chimpanzés de Fongoli qui ne montrent pas de différence entre les immatures des adultes (Stewart, 2011b).

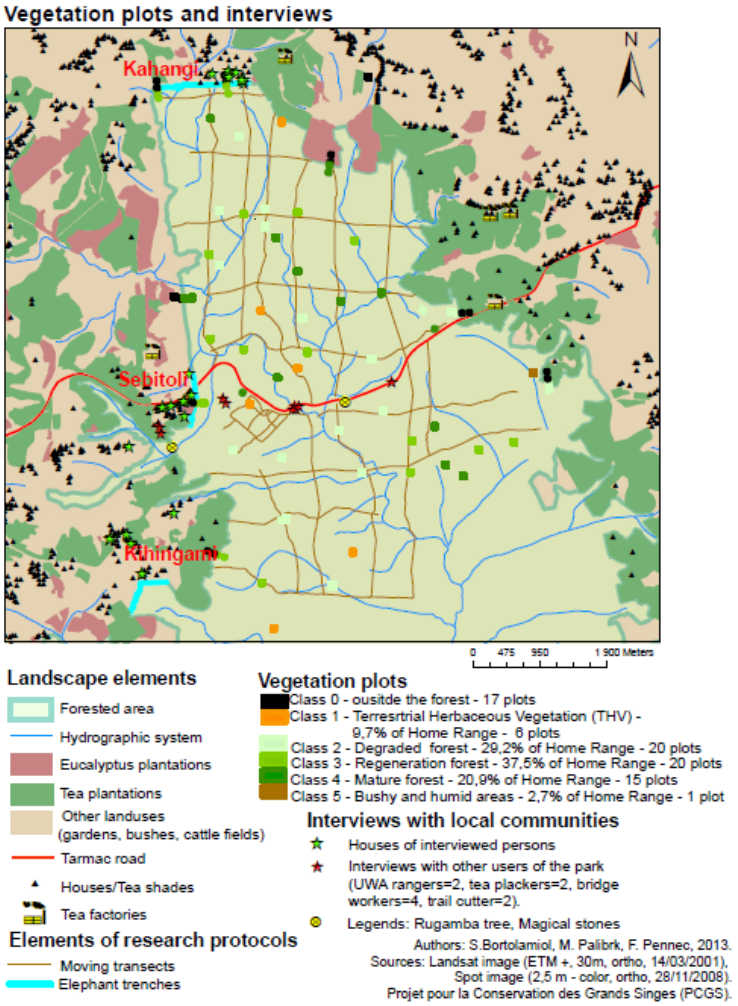
III) Choix de l'espèce d'arbre à Sebitoli

a. Estimation de la sélectivité des espèces d'arbres utilisées

Sélectivité des espèces d'arbres dans l'habitat

Un recensement des espèces d'arbres présentes dans l'habitat des chimpanzés de Sebitoli a été effectué sur 79 parcelles couvrant 26,3 ha au total par Sarah Bortolamiol lors de sa thèse en géographie à Sebitoli. Afin d'être représentative, cette étude a déterminé le nombre et l'emplacement des parcelles dans chaque type de végétation en fonction des classes de couverture du sol déterminées à l'aide d'images satellites pour tous les types de végétation de l'habitat des chimpanzés de Sebitoli (Figure 1-5) (Bortolamiol et al., 2013).

Figure 1-5 Recensement des arbres réalisé à travers des parcelles distribuées sur l'habitat des chimpanzés de Sebitoli (Bortolamiol et al., 2013).



Un total de 95 espèces d'arbres a été identifié et les individus de chaque espèce ont été dénombrés dans les parcelles.

Afin de déterminer la sélectivité des espèces d'arbres, nous utilisons des comparaisons post-hoc avec les résidus standardisés (Sheskin, 2011) sur les fréquences des 10 espèces d'arbres les plus utilisées par les chimpanzés pour faire leur nid par rapport à leur occurrence enregistrée dans les parcelles avec l'aide de R (Team, 2021). Lorsque la valeur absolue des résidus standardisés est supérieure à 1,96, la fréquence observée de l'espèce est significativement différente de la valeur attendue à un niveau de probabilité de 0,05. L'espèce d'arbre peut être considérée comme sélectionnée et donc "préférée" (> 1,96) ou "défavorisée" (< -1,96), ou encore "neutre" (-1,96 < résidus standardisés < 1,96) en fonction de sa présence dans l'habitat.

Sélectivité des espèces d'arbres dans les sites de nids

Chaque type de végétation est composé d'une combinaison différente d'espèces d'arbres (Bortolamiol et al., 2013). Comme les chimpanzés d'autres communautés ont démontré une préférence dans le type de végétation de leur site de nids, il est possible que les espèces d'arbres présentes dans les sites de nids ne soient pas représentatives des espèces d'arbres trouvées à l'échelle de l'ensemble de l'habitat. À cet égard, une autre méthode est utilisée : l'indice de sélection (Manly et al., 2007). Pour chaque arbre sélectionné ainsi que pour les arbres voisins, une mesure de préférence est mesurée :

$$\omega_i = \frac{o_i}{p_i}$$

ω_i: indice de sélection de l'espèce i

o_i: proportion de l'espèce i dans le choix d'espèce

p_i: proportion de l'espèce i disponible dans un cercle de rayon de 10 mètres

Dans ce cas, tant qu'une seule espèce est choisie pour la construction du nid, o_i=1 et pour les espèces voisines non choisies, o_i=0 donc ω_i=0. Cet indice permet pour chaque site de nidification un score de préférence pour chaque espèce présente. Plus l'indice est élevé, plus la proportion de l'espèce choisie est faible dans l'environnement, traduisant le fait que le chimpanzé a choisi cette espèce parmi de nombreux autres arbres disponibles. Un indice de sélection moyen (ω_{moy}) est ensuite calculé sur l'ensemble des sites de nidification pour chaque espèce. Une valeur neutre de 1, correspondant à "neutre" : une situation où l'espèce est choisie par défaut. Un indice de sélection moyen inférieur à 1 signifie que l'espèce est "défavorisée" : l'espèce est présente dans plusieurs sites de nids, mais est rarement choisie. Au contraire, un indice de sélection moyen supérieur à 1 signifie que l'espèce est "préférée".

b. Résultats de deux jeux de données

Nous avons deux jeux de données car au début de cette thèse, une première analyse a été faite en utilisant les données à long terme de juin 2017 à juin 2019 pour déterminer les 10 espèces d'arbres les plus utilisées et qui ont été utilisées pour les articles publiés (chapitres 2, 3 et 4). À la fin de cette thèse, une deuxième analyse a été effectuée en utilisant un jeu de données plus large avec les données à long terme de janvier 2016 à juillet 2021, et qui est potentiellement plus précis.

Entre juin 2017 et juin 2019, 1081 nids ont été décrits dans 42 espèces d'arbres, dont 10 représentaient plus de 80% des arbres enregistrés. Entre janvier 2016 et juillet 2021, 2291 nids

ont été décrits dans 54 espèces d'arbres dont 9 espèces représentent plus de 80% des arbres enregistrés. Les 15 espèces d'arbres les plus utilisées restent les mêmes entre les deux périodes de collecte, mais le rang change ; huit espèces restent dans les dix premières espèces utilisées (Tableau 1-1). Trois espèces appartiennent à la famille des Olacaceae et deux à celle des Sapindaceae. Deux grandes espèces d'arbres utilisées pour les nids (UNK.1 et UNK.2) n'ont pas été identifiées lors du recensement même si elles sont reconnaissables. Deux échantillons par plante ont été collectés et envoyés à Christine Tollon-Cordet et Sylvain Santoni de l'INRAE à Montpellier pour des extractions d'ADN. Un séquençage et une comparaison avec la base de données GeneBank ont été effectués, mais aucune correspondance satisfaisante n'a malheureusement été obtenue.

Tableau 1-4 Nombre de nids par espèce d'arbre selon deux jeux de données.

Famille	**Espèce**	**Juin 2017 à Juin 2019**		**Janvier 2016 à Juillet 2021**	
		Rang	**% de nids**	**Rang**	**% de nids**
Ebenaceae	*Diospyros abyssinica*	1	27,64 (N=255)	1	25,33 (N=467)
Olacaceae	*Strombosia scheffleri*	2	18,64 (N=171)	2	15,62 (N=288)
Rutaceae	*Vepris nobilis*	3	8,62 (N=79)	6	6,07 (N=112)
Sapindaceae	*Lepisanthes senegalensis*	4	6,99 (N=64)	7	4,61 (N=85)
Meliaceae	*Turraeanthus africanus*	5	5,79 (N=53)	4	7,21 (N=133)
Euphorbiaceae	*Croton megalocarpus*	6	4,37 (N=40)	3	8,89 (N=164)
Cannabaceae	*Celtis gomphophylla*	7	3,17 (N=29)	8	3,80 (N=71)
Oleaceae	*Olea welwitschii*	8	2,29 (N=21)	9	1,89 (N=35)
Myrtaceae	*Eucalyptus grandis*	9	1,97 (N=18)	13	1,41 (N=26)
Oleaceae	*Noronhia africana*	10	1,75 (N=16)	12	1,52 (N=28)
Ehretiaceae	*Cordia abyssinica*	11	1,63 (N=15)	11	1,57 (N=29)
Apocynaceae	*Funtumia africana*	12	1,53 (N=14)	15	1,25 (N=23)
	UNK.1	13	1,42 (N=13)	5	6,67 (N=123)
Sapindaceae	*Blighia unijugata*	13	1,42 (N=13)	14	1,30 (N=24)
	UNK.2	15	1,31 (N=12)	10	1,79 (N=33)

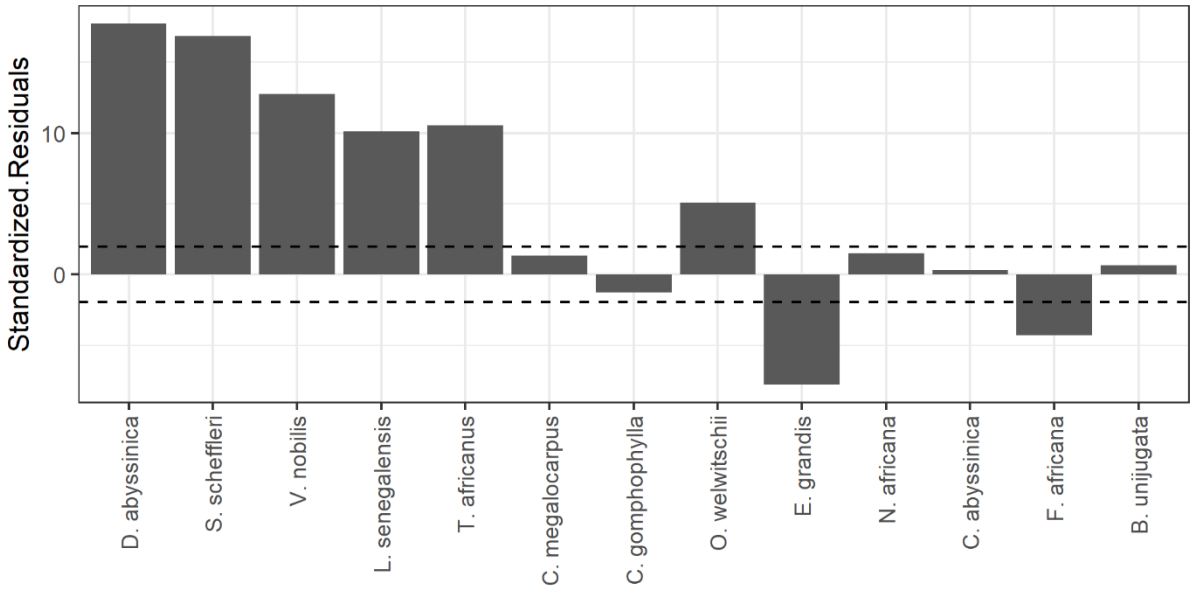
Il y a effectivement une sélectivité des espèces d'arbres dans le comportement de construction de nid chez la communauté de Sebitoli. Cette sélectivité n'est pas stable sur une courte période.

Il est intéressant de noter que les fruits de *Cordia abyssinica* et *Celtis gomphophylla* sont consommés en journée par les chimpanzés de Sebitoli (rang 4 et 16 des fruits les plus consommés) (Bortolamiol et al., 2014). En parallèle, les fruits de *Vepris nobilis* sont consommés par les communautés voisines de Kanyawara et Ngogo (rang 10 et 15 des fruits les plus consommées) mais pas par Sebtioli.

Sélectivité des espèces d'arbres dans l'habitat

Pour la période de collecte la plus courte (Figure 1-6), six espèces d'arbres *Diospyros abyssinica, Strombosia scheffleri, Vepris nobilis, Lepisanthes senegalensis, Turraeanthus africanus, Olea welwitschii* sont considérées comme préférées par les chimpanzés car sélectionnées plus souvent qu'attendu au regard de leur présence naturelle dans l'habitat. Les espèces *Eucalyptus grandis* et *Funtumia africana* sont au contraire moins sélectionnées pour la construction de nid qu'attendu, compte tenu de leur présence dans les parcelles. Pour cinq autres espèces d'arbres, la fréquence de leur présence dans l'habitat ne permet de mettre en évidence un choix. Il faut cependant noter que les arbres ne sont pas répartis de façon homogène dans l'habitat : ainsi les *Eucalyptus*, les *Cordia* ou les *Uvariopsis* sont par exemple regroupés en « cluster » (*Cordia* et *Uvariopsis* dans une zone restreinte de l'habitat, *Eucalyptus* en périphérie puisque planté) et certaines espèces croissent auprès des rivières, dans les marécages ou au contraire en sommet de collines, dans des zones d'habitat spécifiques. Il est alors difficile d'interpréter si le choix se porte en priorité sur l'habitat (en altitude, loin des marécages par exemple), l'espèce ou est un compromis de la disponibilité en fonction de l'habitat.

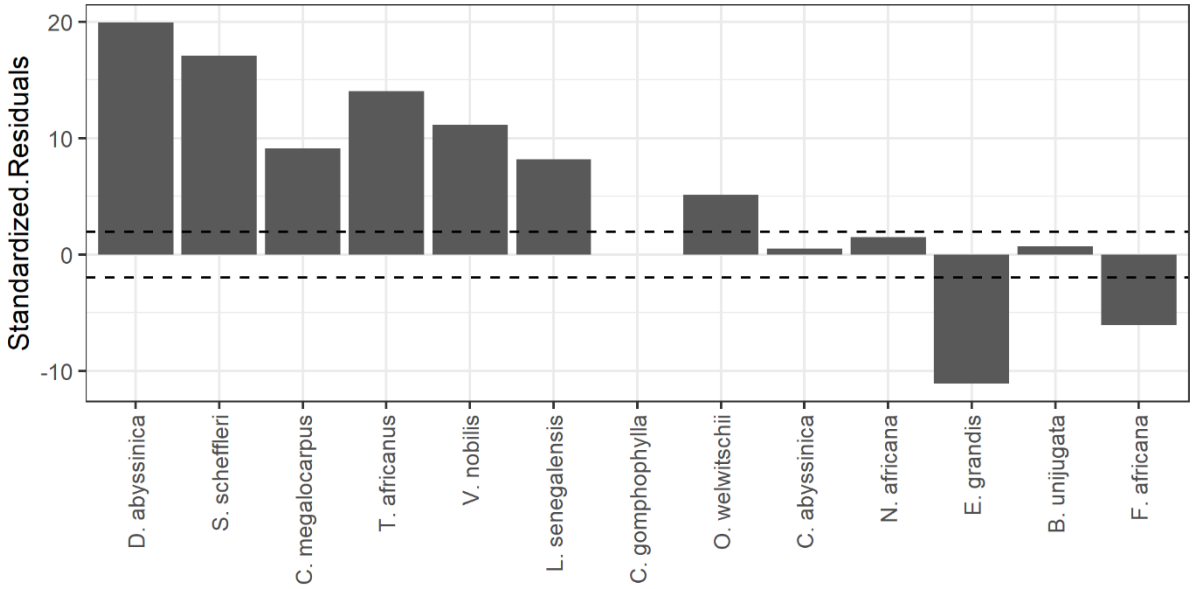
Figure 1-6 Sélectivité des espèces d'arbres pour les nids de la période 2017-2019.



Les résidus standardisés du test du chi-carré : s'ils sont au-dessus de la ligne pointillée supérieure, l'espèce est préférée, en dessous de la ligne pointillée inférieure, elle est défavorisée par rapport à sa présence dans l'habitat.

Il est intéressant de noter que lorsque la période de collecte est plus longue (Figure 1-7), les résultats sont similaires, sauf pour *Croton megalocarpus* qui passe de neutre à préférée.

Figure 1-7 Sélectivité des espèces d'arbres pour les nids de la période 2016-2021.



Les résidus standardisés du test du chi-carré : s'ils sont au-dessus de la ligne pointillée supérieure, l'espèce est préférée, en dessous de la ligne pointillée inférieure, elle est défavorisée par rapport à sa présence dans l'habitat.

Sélectivité des espèces d'arbres dans les sites de nids

Il existe des différences notables entre les espèces d'arbres dénombrées lors de la collecte des nids par rapport aux espèces d'arbres dénombrées dans les parcelles (=habitat) (Tableau 1-5). En ce qui concerne les espèces d'arbres utilisées pour les nids, le rang relatif de *Diospyros abyssinica, Celtis gomphophylla, Cordia abyssinica* et *Funtamia africana* est assez similaire entre les parcelles et les sites de nids. Par contre, *Vepris nobilis, Eucalyptus grandis, Noronhia africana* et *Blighia unijigata* sont relativement plus présents dans les parcelles que dans les sites de nids. Ensuite, *Turraeanthus africanus* et *Olea welwitschii* sont très nettement plus présents dans les sites de nids par rapport aux parcelles.

Tableau 1-5 Nombre d'arbres par espèce selon les sites de nids et les parcelles dans l'habitat des chimpanzés.

Espèces	**Sites de nids (2017-2019)**		**Sites de nids (2016 - 2021)**		**Difference ***	**Habitat** (Bortolamiol et al., 2013)	
	Rang	**Nombre d'arbres**	**Rang**	**Nombre d'arbres**		**Rang**	**Nombre d'arbres**
Diospyros abyssinica	1	685	2	1204	~	2	242
Strombosia scheffleri	2	681	3	997	>	8	113
Croton megalocarpus	3	609	1	1413	>	7	118
Funtumia africana	4	521	4	809	~	3	161
Turraeanthus africanus	5	314	5	541	>>>	60	9
Ficus exasperata	6	287	8	442	<<	28	37
Vepris nobilis	7	270	10	362	<<	29	36
Celtis gomphophylla	8	245	7	484	~	5	141
Tabernaemontana pachysiphon	9	245	9	368	~	13	67
Olea welwitschii	10	207	13	285	>>>	50	18
Parinari excelsa	11	200	11	357	>>	30	34
Lepisanthes senegalensis	12	194	15	273	>	23	42
Albizia grandibracteata	13	155	18	220	~	11	70
Markhamia lutea	14	154	17	234	<	4	143
Cordia abyssinica	15	144	12	309	~	17	52
Eucalyptus grandis	16	141	20	189	<<	1	343
Trilepisium madagascariense	17	139	21	183	<<	10	80
Ficus saussureana	18	114	16	272	>>>	77	3
Neoboutonia macrocalyx	19	107	22	181	<	12	68
Celtis africana	20	101	23	157	~	16	54
Chrysophyllum albidum	21	100	26	132	~	20	46
Ficus sur	22	93	19	207	>>>	53	15
Prunus africana	23	83	14	278	>>	48	21
Aningeria altissima	24	81	28	115	>>	48	21
Fagara sp.	25	79	24	136	>	33	31
Euadenia eminens	26	69	30	93	<	15	55
Pancovia turbinata	27	63	35	64	>	41	24
Randia sp.	28	59	37	64	>>	54	14
Mimusops bagshawei	29	58	33	79	~	36	28
UNK.1	30	57	6	517			
Noronhia africana	31	55	34	72	<	25	39
UNK.2	32	55	27	121			
Newtonia buchananii	33	53	29	101	<<	14	58
Ficus sansibarica macrosperma	34	50	25	136	>>>	61	8
Rothmania urcelliformis	35	49	39	53	~	40	25
Blighia unijugata	36	44	32	81	<	24	40
Dombeya kirkii	37	43	41	47	>>	57	11
Olea capensis	38	42	40	50	>>>		
Polyscias fulva	39	37	36	64	>>	57	11
Dasylepis eggelingii	40	35	42	39	~	37	27
Cassipourea ruwensorensis	41	33	38	55	~	34	30
Ficus natalensis	42	30	31	91	>>>	69	5

Uvariopsis congensis	68	3	73	3	<<<	8	113
Carapa grandiflora	74	1	43	35	<<<	6	127
Alangium chinense		0		0	<<<	21	45
Maesa lanceolata		0		0	<<<	25	39

** Différence de rang entre les sites de nids et l'habitat avec ~ : 0-5, > : 5-15, >> : 15-30, >>> : 30 et plus. En rouge : espèces d'arbres plus présentes dans les sites de nids par rapport à l'habitat, en bleu : espèces d'arbres moins présentes dans les sites de nids par rapport à l'habitat. En gras, les espèces d'arbres les plus utilisées par les chimpanzés pour construire leurs nids.*

Les espèces d'arbres préférées ($\omega_{moy} > 1$) dans les sites de nids sont dans l'ordre (pour la plus longue période) : *Diospyros abyssinica*, *Vepris nobilis*, UNK.2, *Strombosia scheffleri*, *Lepisanthes senegalensis*, UNK.1, *Noronhia africana*, *Turraeanthus africanus* et *Blighia unijugata* (Tableau 1-6). Les chimpanzés semblent être neutres ($\omega_{moy} = 1$) à *Celtis gomphophylla* mais défavorisent ($\omega_{moy} < 1$) *Olea welwitschii*, *Eucalyptus grandis*, *Croton megalocarpus*, *Cordia abyssinica* et *Funtumia africana*.

Tableau 1-6 Indice de sélection (ω) des 15 espèces d'arbres les plus utilisées sur deux périodes de collecte des nids.

Famille	**Espèce**	**Juin 2017 à Juin 2019**		**Janvier 2016 à Juillet 2021**	
		$\omega_{moy} \pm$ sd	ω_{max}	$\omega_{moy} \pm$ sd	ω_{max}
Ebenaceae	*Diospyros abyssinica*	**2,61 ± 3,16**	15	**2,40 ± 3,03**	15
Olacaceae	*Strombosia scheffleri*	**1,81 ± 2,79**	15	**1,90 ± 2,92**	17
Rutaceae	*Vepris nobilis*	**2,32 ± 3,58**	17	**2,27 ± 3,64**	17
Sapindaceae	*Lepisanthes senegalensis*	**1,94 ± 3,19**	16	**1,87 ± 3,17**	16
Meliaceae	*Turraeanthus africanus*	**1,25 ± 2,36**	12	**1,50 ± 2,54**	13
Euphorbiaceae	*Croton megalocarpus*	0,46 ± 1,58	13	0,74 ± 1,76	13
Cannabaceae	*Celtis gomphophylla*	**1,07 ± 3,29**	20	0,99 ± 2,88	20
Oleaceae	*Olea welwitschii*	0,76 ± 1,96	10	0,78 ± 2,17	13
Myrtaceae	*Eucalyptus grandis*	0,70 ± 0,47	1,09	0,76 ± 0,44	1.09
Oleaceae	*Noronhia africana*	**1,72 ± 3,03**	12	**1,61 ± 2,79**	12
Ehretiaceae	*Cordia abyssinica*	0,53 ± 1,59	10	0,35 ± 1,36	10
Apocynaceae	*Funtumia africana*	0,27 ± 1,52	14	0,28 ± 1,46	14
	UNK.1	**1,85 ± 1,98**	6	**1,75 ± 1,59**	10
Sapindaceae	*Blighia unijugata*	**1,18 ± 2,34**	9	**1,38 ± 2,69**	9
	UNK.2	**1,76 ± 1,83**	6	**1,97 ± 2,26**	8

En gras, $\omega_{moy}>1$ signifiant que les espèces d'arbres sont préférées par rapport à ce qui était disponible sur le site de nids.

Il reste que, quelle que soit la période, *Diospyros abyssinica*, *Strombosia scheffleri*, *Vepris nobilis*, *Lepisanthes senegalensis* et *Turraeanthus africanus* sont parmi les 10 espèces d'arbres utilisées pour la construction de nid, et dans les deux méthodes, elles sont préférées par les chimpanzés. De même, *Eucalyptus grandis* et *Funtumia africana*, dans les deux périodes, ne semblent pas être préférés par rapport à ce qui est disponible dans l'habitat global et dans les

sites de nids. Pour les autres espèces d'arbres, les résultats varient selon la période de collecte ou la méthode utilisée.

L'étude de la plus courte collection de données concernant les nids (2017-2019), bien que moins précise, nous donne un premier aperçu de la sélectivité des espèces d'arbres chez les chimpanzés de Sebitoli nous permettant de réaliser la plupart des analyses présentées dans cette thèse.

c. Sélectivité des espèces par rapport aux autres communautés

Si la sélectivité est présente chez toutes les communautés de chimpanzés, il existe une très grande variabilité en ce qui concerne le nombre d'espèces d'arbres impliquées au total (min-max : 10 - 117) et le nombre d'espèces d'arbres privilégiées (Tableau 1-7). Les études ont également des jeux de données très variables, allant de 61 nids observés à Ise-Forest au Nigéria (Ogunjemite et al., 2005) jusqu'à 3489 nids à Kedougou, Sénégal (Ndiaye et al., 2018) ce qui peut impacter le nombre d'espèces d'arbres observées. Ainsi pour les 13 études comprenant plus de 500 observations de nids, on obtient un nombre moyen de 49 espèces végétales utilisées. Il est à noter que toutes les études ne sont pas en mesure d'exclure les nids de jours, car elles sont basées sur des recensements dans la forêt avec des chimpanzés non habitués. Or les nids de jours impliquent d'autres espèces d'arbres augmentant le nombre total d'espèces d'arbres utilisées pour les nids (Brownlow et al., 2001).

Les espèces les plus utilisées à Sebitoli ou des espèces du même genre sont aussi utilisées par d'autres communautés (Tableau 1-7). C'est le cas de *Diospyros abyssinica* aussi utilisée par une communauté voisine Kanyawara (Llorente Caño, 2003) et d'autres espèces du genre *Diospyros* sont aussi utilisées dans cinq autres communautés en Afrique (Tableau 1-6). En ce qui concerne, *Strombosia scheffleri*, elle est présente dans les arbres les plus utilisées pour faire leur nid au sein de trois communautés : de Ngel Nyaki au Nigéria (Dutton et al., 2017), de Kibira National Park au Burundi (Hakizimana et al., 2015), de Kanyawara en Ouganda (Llorente Caño, 2003), mais est considérée comme défavorisée par rapport à sa présence dans l'habitat à Kalinzu Forest Reserve en Ouganda (Furuichi & Hashimoto, 2004). *Vepris nobilis* est aussi utilisée dans deux communautés ougandaises : au sein du Bwindi Impenatrable National Park (Stanford & O'Malley, 2008) et Kanyawara (Llorente Caño, 2003). *Croton megalocarpus* est préférée pour les nids d'après sa présence dans l'habitat au sein de Kibira National Park, Burundi (Hakizimana et al., 2015). En Ouganda, *Celtis gomphophylla* est utilisée par la communauté voisine de Kanyawara (Llorente Caño, 2003) et celle de Budongo (Brownlow et al., 2001), mais défavorisée par celle de la réserve de Kalinzu (Furuichi &

Hashimoto, 2004). *Olea welwitschii* est également utilisée par la communauté voisine de Kanyawara (Llorente Caño, 2003). *Turraeanthus africanus* n'est pas dans la liste des espèces utilisées par les chimpanzés des autres communautés, elle est même défavorisée en fonction de l'habitat dans la communauté du Nimba Mountains en Côte d'Ivoire (Granier et al., 2014). *Lepisanthes senegalensis* et *Eucalyptus grandis* ne sont citées dans aucune autre étude sur les nids à ce jour. D'un autre côté, certaines espèces abondantes et défavorisées par les chimpanzés de Sebitoli sont choisies par d'autres communautés comme *Uvariopsis congensis* à Kanyawara, Ouganda (Llorente Caño, 2003) et Budongo, Ouganda (Plumptre & Reynolds, 1996) ; *Newtonia buchananii* au Kibira National Park, Burundi (Hakizimana et al., 2015) et à Issa, Tanzanie (Stewart, 2011b) ; *Chrysophyllum albidum* dans l'Ise-Forest Reserve, Nigéria (Ogunjemite et al., 2005) et Budongo, Ouganda (Plumptre & Reynolds, 1996) ; *Celtis africana* à Kanyawara, Ouganda (Llorente Caño, 2003) ; *Neoboutonia macrocalyx* dans le Kahuzi-Biega National Park, RDC (Basabose & Yamagiwa, 2002) ; *Carapa grandiflora* au Kibira National Park, Burundi (Hakizimana et al., 2015) ; *Trilepisium madagascariense* dans le district d'Hoima en Ouganda (Dijk et al., 2021) et Kanyawara (Llorente Caño, 2003) et *Alangium chinense* au Toro-Semliki, Ouganda (Samson, 2012). Il existe donc une grande variabilité entre les communautés pour les espèces sélectionnées pour construire les nids, même dans des communautés voisines avec un habitat très similaire et des espèces disponibles proches.

Tableau 1-7 Sélectivité des espèces d'arbres dans la littérature.

Pays, Communauté	Période de collection ou nombre de nids	Nombre d'espèces d'arbres utlisées	Espèces et genres d'arbres présents à Sebitoli	Référence
PAN TROGLODYTES ELLIOTI				
Cameroun, Mbam-Djerem National Park	195 nids* en 60 mois	31	4 représentent >50% des nids *Diospyros sp.*	(Kamgang et al., 2018)
Nigéria, Ise-Forest Reserve	61 nids*	10	*Chrysophyllum albidum, Cordia sp., Celtis sp.*	(Ogunjemite et al., 2005)
Nigéria, Ngel Nyaki	311 nids en 19 mois	35	5 représentent >50% nids *Strombosia scheffleri*	(Dutton et al., 2017)
PAN TROGLODYTES SCHWEINFURTHII				
Burundi, Kibira National Park	471 nids* en 18 mois	36	12 préférées : *Parinari excelsa, Carapa grandiflora, Strombosia scheffleri, Newtonia buchananii, Prunus africana, Croton megalocarpus* 9 neutres : *Ilex mitis* 11 défavorisées : *Alangium chinense, Neoboutonia macrocalyx, Tabernaemontana sp.*	(Hakizimana et al., 2015)
RDC, Kahuzi-Biega National Park	310 nids* en 12 mois	28	17 représentent >90% des nids *Dombeya sp., Cassipourea ruwenzoriensis, Neoboutonia macrocalyx, Ficus sp.*	(Basabose & Yamagiwa, 2002)
Ouganda, Budongo Forest	600 nids en 15 mois	>10	10 représentent >75% des nids *Celtis gomphophylla, Funtumia sp*	(Brownlow et al., 2001)
	234 nids en 12 mois	>10	10 représentent >75% des nids *Uvariopsis congensis, Chrysophyllum albidum, Celtis sp.*	(Plumptre & Reynolds, 1996)
Ouganda, Bwindi Impenatrable National Park	3 414 nids* en 48 mois	38	4 représentent >70% des nids *Vepris nobilis*	(Stanford & O'Malley, 2008)
Ouganda, Hoima and Masindri Districts	881 nids* en 11 mois	49	10 représentent >60% des nids	(McCarthy et al., 2017)
	1028 nids* en 39 mois	56	10 représentent >70% des nids *Trilepisium madagascariense, Funtumia africana*	(Dijk et al., 2021)

Ouganda, Kanyawara	937 nids en 12 mois	61	10 représentent >80% des nids *Uvariopsis congensis, Diospyros abyssinica, Albizia sp., Vepris nobilis, Celtis africana, Celtis gomphophylla, Strombosia scheffleri, Olea welwitschii, Trilepisium madagascariense, Noronhia africana*	(Llorente Caño, 2003)
Ouganda, Kalinzu Forest Reserve	715 nids* en 24 mois	43	14 représentent >90% des nids 7 préférées : *Uvariopsis congensis* 3 neutres : *Disopyros spp., Carapa sp.* 4 défavorisées : *Strombosia scheffleri, Funtumia africana, Celtis gomphophylla*	(Furuichi & Hashimoto, 2004)
Ouganda, Toro-Semliki Wildlife Reserve	65 nids* en 8 mois	>10	1 représente >70% des nids *Albizia grandibracteata, Dombeya sp., Alangium chinense, Celtis sp.*	(Samson, 2012)
Tanzanie, Issa	1 523 nids* en 21 mois	19	*Ficus exasperata, Albizia sp., Parinari sp., Markhamia sp.*	(Hernandez-Aguilar et al., 2013)
	521 nids* en 12 mois	44	10 représentent >75% des nids *Newtonia buchananii, Diospyros sp., Croton sp., Parinari sp., Cordia sp., Albizia sp.*	(Stewart, 2011b)
Tanzanie, Ntakata et Kakungu	154 nids* en 2 mois		5 représentent >55% des nids	(Ogawa et al., 2006)
Tanzanie, Ugalla	1 512 nids* en 16 mois	28	*Ficus sp., Markhamia sp., Parinari sp., Albizia sp.*	(Ogawa et al., 2014)
PAN TROGLODYTES TROGLODYTES				
Congo, Goualougou Triangle	247 nids* en 21 mois	>7	5 représentent >60% des nids *Strombosia sp., Pancovia sp.*	(Sanz et al., 2007)
Gabon, Pongara National Park	107 nids* en 4 mois	21	4 réprésentent >50% des nids	(Petre et al., 2007)
PAN TROGLODYTES VERUS				
Côte d'Ivoire, Nimba Mountains	764 nids* en 19 mois	108	10 réprésentent >50% des nids 21 préférées : *Carapa sp., Diospyros sp.* 15 dévaforisées : *Turraeanthus africanus, Funtumia africana*	(Granier et al., 2014)
Guinée-Bissau, Lagaos	239 nids* en 6 mois	23	4 représentent >70% des nids *Parinari excelsa*	(Carvalho et al., 2015)
Guinée, Seringbara	1468 nids* en 17 mois	115	10 représentent >55% des nids *Chrysophyllym sp., Diospyros sp.*	(Koops et al., 2012)

Sénégal, Assirik	150 nids en 24 mois	17	3 représentent >70% des nids *Diospyros sp.*	(Baldwin, 1979)
Sénégal, Bagnomba	550* nids en 12 mois	25	5 représentent >80% des nids *Diospyros sp.*	(Badji et al., 2018)
Sénégal, Fongoli	476 nids en 6 mois	37	10 représentent >65% des nids *Diospyros sp.*	(Stewart, 2011b)
Sénégal, Kedougou	3489 nids* en 7 mois	40	8 représentent >80% des nids *Diospyros sp.*	(Ndiaye et al., 2018)
Sierra Leone, Gola Rainforest National Park	96 nids* en 10 mois	22	6 représentent >70% des nids	(Barca et al., 2018)

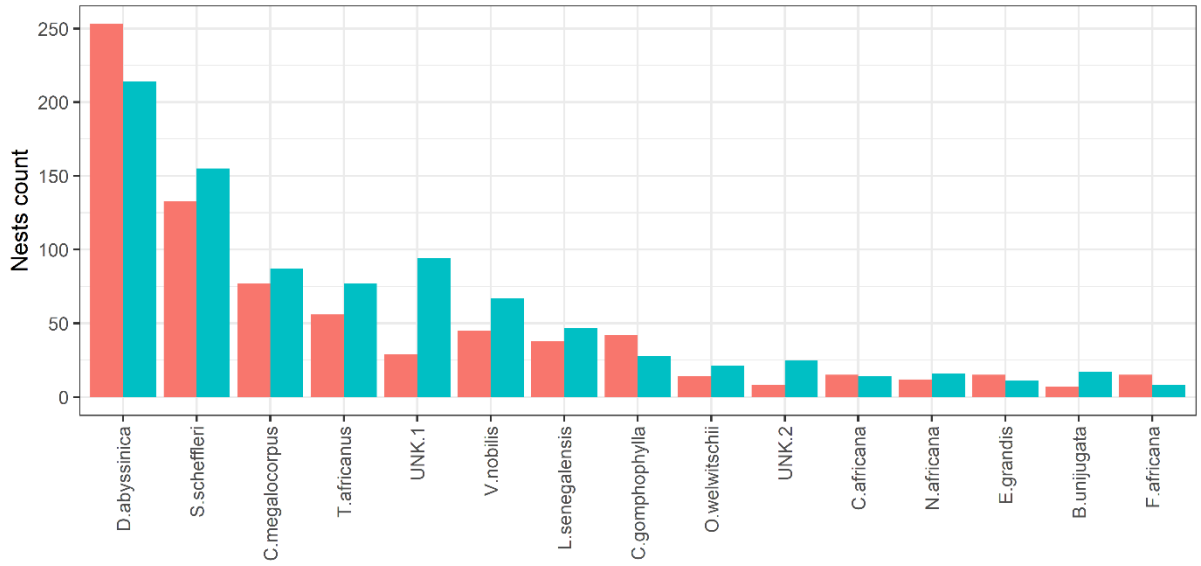
* Ne précise pas si les nids de jour sont exclus.

d. Sélectivité des espèces d'arbres utilisées

Effet de la saison

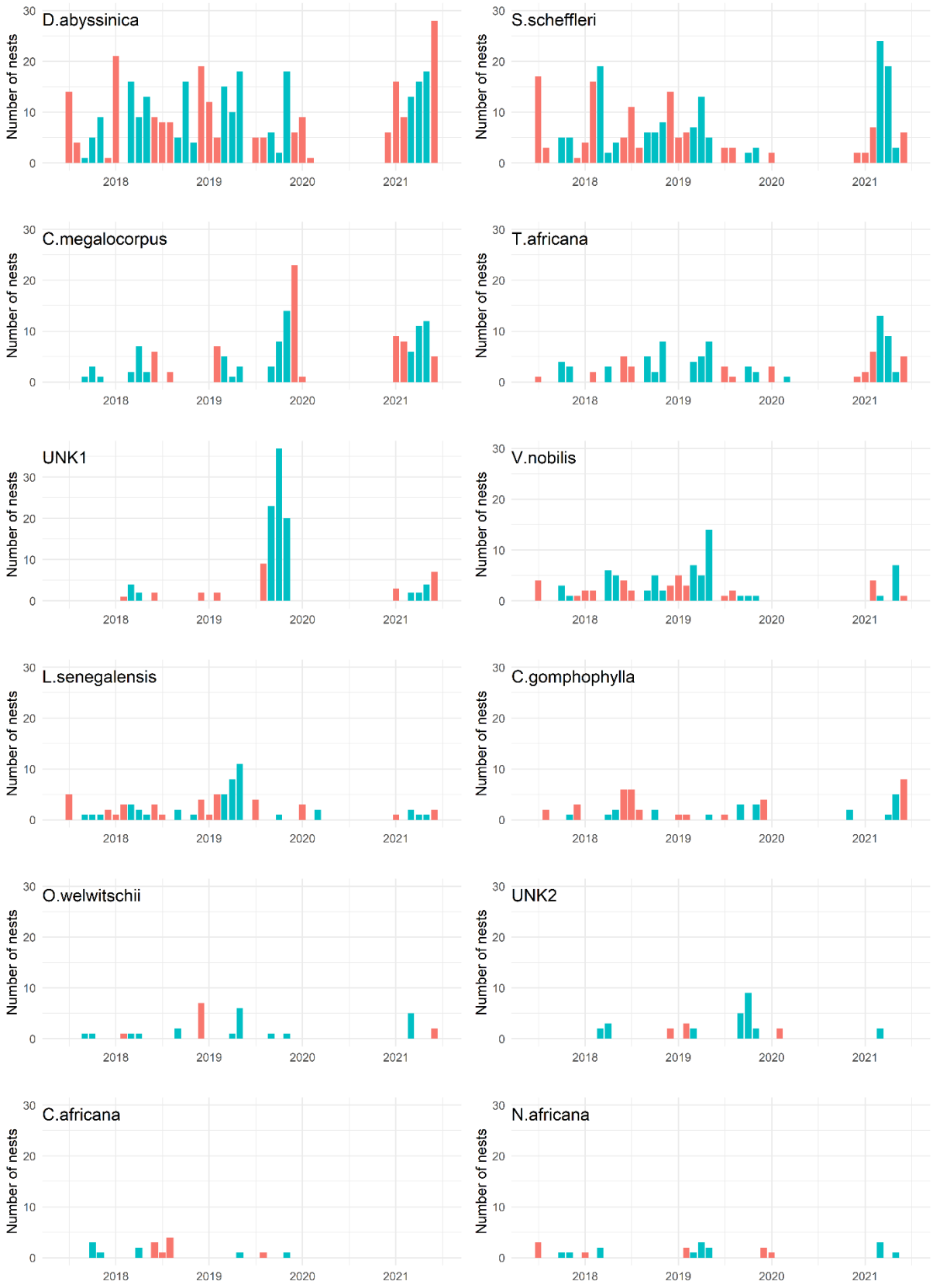
Entre la saison des pluies (N = 1208) et la saison sèche (N = 1083), on n'observe pas de variation majeure dans l'usage des principales espèces d'arbres (Figure 1-8), à l'exception d'une plus grande utilisation des deux espèces inconnues, UNK.1 et UNK.2, en saison des pluies. Cette utilisation correspond à une période précise en 2020 où les chimpanzés ont dormi de manière inhabituelle dans ces deux espèces d'arbres (Figure 1-9). A cette période précise, les chimpanzés passaient beaucoup de temps à visiter un champ de maïs abandonné à l'Ouest du parc. Or à quelques dizaines de mètres de ce champ, il existe une importante densité des arbres UNK.1 et UNK.2 qui ne sont pas répartis de manière homogène sur l'ensemble du territoire (voir paragraphe suivant IV. a. « Distribution sur l'habitat »).

Figure 1-8 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction des saisons.



Saison sèche (rouge), saison des pluies (bleu).

Figure 1-9 Distribution sur la période d'étude du nombre de nids construits par les 10 premières espèces d'arbres utilisées pour les nids en fonction des saisons.

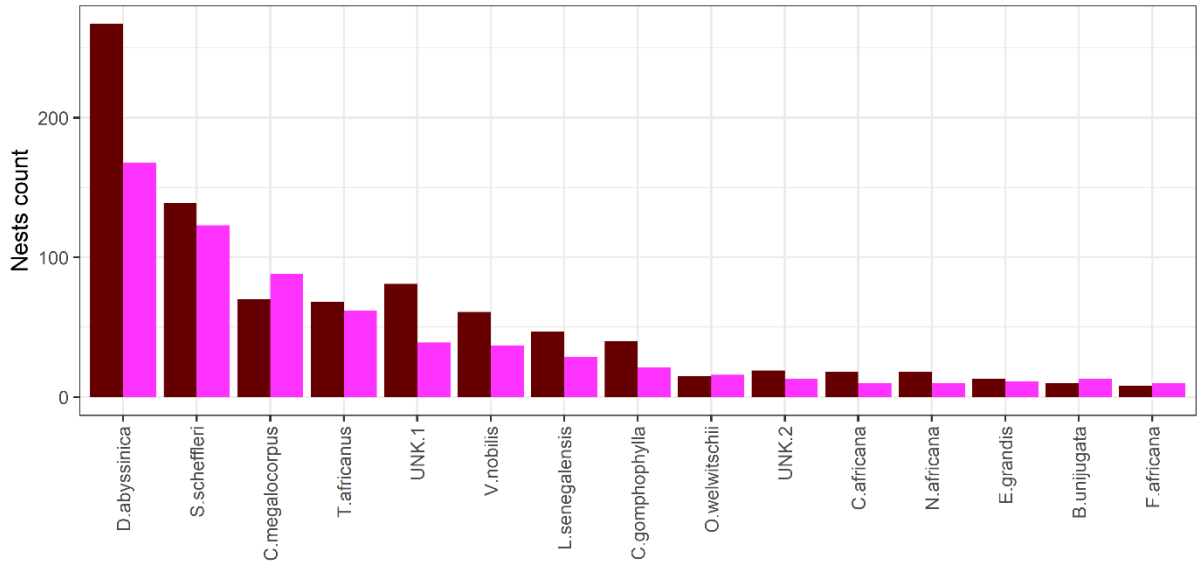


Saison sèche (rouge), saison des pluies (bleu).

Effet du sexe de l'individu

Entre mâles (N = 1211) et femelles (N = 897), on n'observe pas de variation majeure dans l'usage des principales espèces d'arbres (Figure 1-10), à l'exception d'une plus grande utilisation de l'espèce inconnue UNK.1 chez les mâles. Ce phénomène pourrait aussi être lié à la présence du champ de maïs abandonné à cette période puisque les mâles visitent plus les champs que les femelles en général (voir Article 1 dans les annexes).

Figure 1-10 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction du sexe de l'individu.

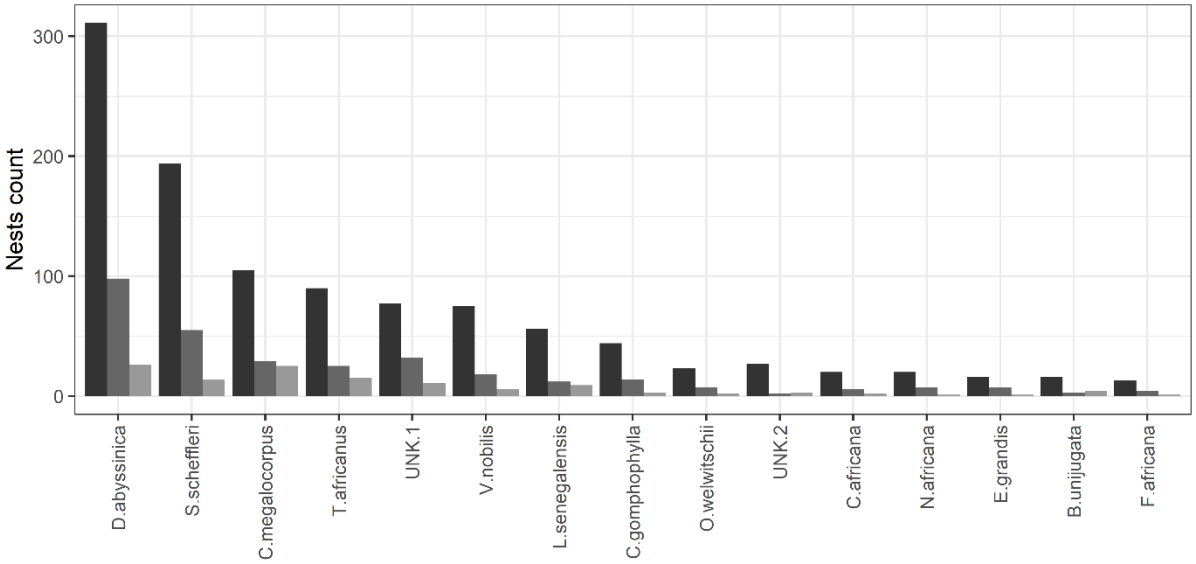


Mâle (marron), femelle (rose).

Effet de l'âge de l'individu

Entre les adultes (N = 1503), les subadultes (N = 407) et les juvéniles (N = 193), on n'observe pas de variation majeure dans l'usage des principales espèces d'arbres (Figure 1-11), à l'exception d'une plus grande utilisation de l'espèce inconnue UNK.1 chez les subadultes mâles. Ce phénomène est aussi possiblement lié au champ de maïs abandonné et à une plus grande présence de subadultes mâles que de femelles (7 : 3) en 2020 alors que le ratio est inversé chez les adultes (13 : 22).

Figure 1-11 Nombre de nids construits selon les espèces d'arbres en fonction de la catégorie d'âge principal de l'individu lors de la période d'étude.



Adulte (noir), subadultes (gris foncé), juvéniles (gris clair).

Effet de l'individu

Tous les individus n'ont pas atteint le même niveau d'habituation. Certains individus étant plus simples à suivre que d'autres, on obtient plus de données concernant leurs nids. Le répertoire d'espèces d'arbres utilisés par un individu dépend en partie du nombre de nids que nous avons observés de lui. On considère qu'à partir de 25 nids, cet effet est atténué (Figure 1-12). Il reste une variabilité du nombre d'espèces d'arbres, ainsi à l'échelle de l'individu (N > 25 nids), on observe que le nombre des espèces d'arbres utilisées est en moyenne de 14,63 ± 3,49 espèces, et ce nombre varie, allant de 9 espèces pour l'individu KB qui semble plus sélectif à 20 espèces d'arbres différentes pour deux autres individus LA et UL qui semblent moins sélectifs (Tableau 1-8).

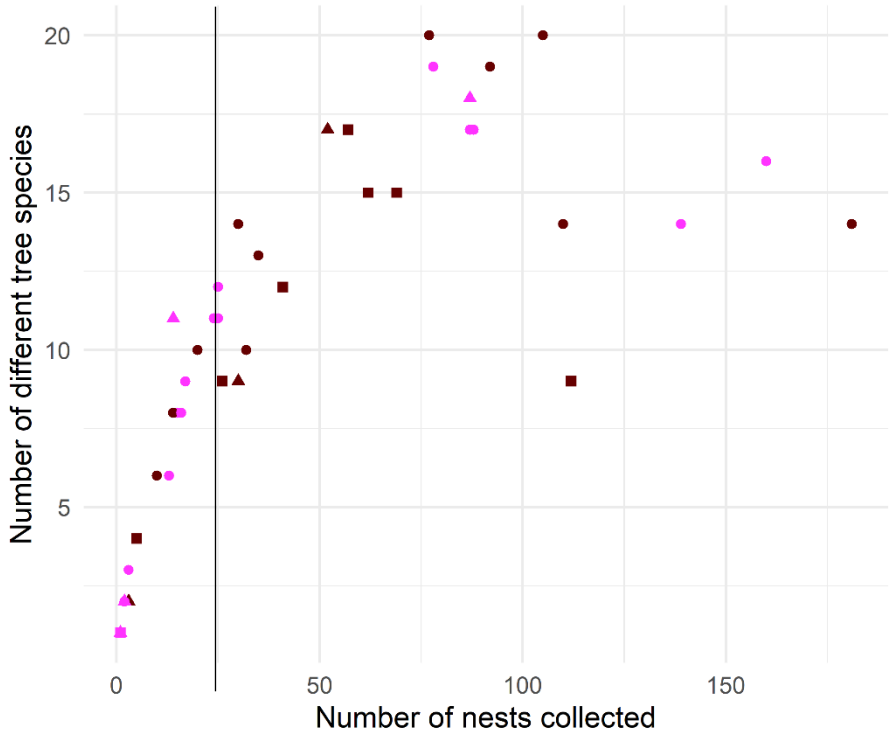
De même, la fréquence et le rang des espèces d'arbres utilisées sont très variables d'un individu à l'autre. L'espèce la plus utilisée au niveau de la communauté, *D. abyssinica* figure chez tous les individus à l'exception de la jeune femelle adulte SA, comme l'une des trois espèces qu'ils utilisent le plus. Plus précisément, *D. abyssinica* est de rang 1 pour 79% et de rang 2 ou 3 pour 13% des 24 chimpanzés avec plus de 25 nids ; *S. scheffleri* est de rang 1 pour 8% et de rang 2 ou 3 pour 75% ; *C. megalocarpus* est de rang 1 pour 13% et de rang 2 ou 3 pour 25% (Tableau 1-8).

Ainsi, même s'il existe des différences individuelles dans le répertoire d'espèces d'arbres, il y a une certaine unité au niveau de la communauté.

Tableau 1-8 Nombre d'espèces d'arbres différentes dans le répertoire des individus (N > 25 nids) et les trois espèces les plus utilisées.

Individu	**Sexe**	**Age**	**Nombre de nids**	**Nombre d'espèces**	**Nom de l'espèce préférée 1**	**Nom de l'espèce préférée 2**	**Nom de l'espèce préférée 3**
AG	M	Ad	181	14	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*L. senegalensis*
BM	M	Ad	110	14	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*C. megalocarpus*
ET	M	Ad	92	19	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*T. africanus*
GB	F	Ad	78	19	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*V. nobilis*
GL	F	Ad	87	17	*C. megalocarpus*	*S. scheffleri*	*D. abyssinica*
GN	F	Ad	25	11	*D. abyssinica*	*T. africanus*	*V. nobilis*
GR	M	SAd	57	17	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	UNK.1
HU	M	Ad	35	13	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*C. africana*
KB	M	SAd	112	9	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*T. africanus*
KE	F	Ad	139	14	*S. scheffleri*	*D. abyssinica*	*C. megalocarpus*
KI	M	SAd	41	12	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*C. africana*
KJ	F	Juv	87	18	*C. megalocarpus*	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*
KT	F	Ad	160	16	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*T. africanus*
KW	M	SAd	62	15	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	UNK.1
LA	M	Ad	105	20	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	UNK.1
LK	M	SAd	69	15	*D. abyssinica*	UNK.1	*C. megalocarpus*
LV	M	Juv	52	17	*D. abyssinica*	*C. megalocarpus*	UNK.1
MN	M	SAd	26	9	*D. abyssinica*	*C. gomphophylla*	*C. megalocarpus*
MU	M	Ad	30	14	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*L. senegalensis*
PP	F	Ad	88	17	*C. megalocarpus*	*S. scheffleri*	*D. abyssinica*
PR	M	Juv	30	9	*D. abyssinica*	*S. scheffleri*	*C. megalocarpus*
SA	F	Ad	25	12	*S. scheffleri*	*A. grandibracteata*	*O. welwitschii*
OY	M	Ad	32	10	*D. abyssinica*	*C. gomphophylla*	*S. scheffleri*
UL	M	Ad	77	20	*D. abyssinica*	*L. senegalensis*	*S. scheffleri*

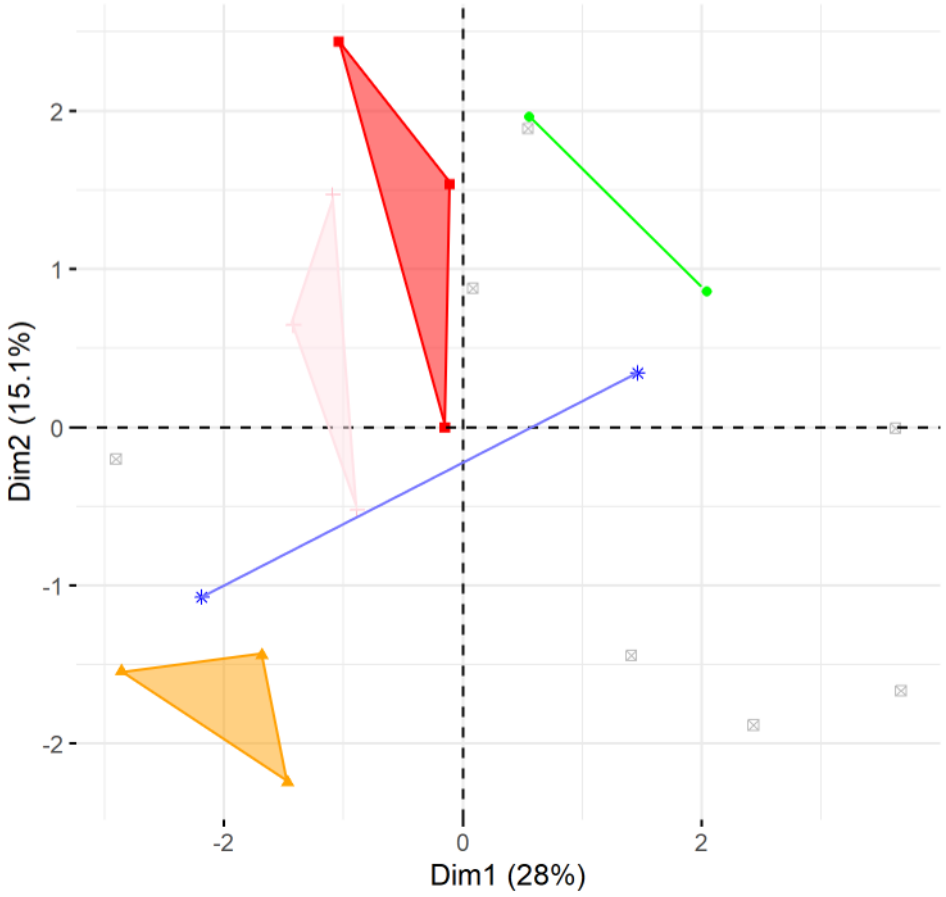
Figure 1-12 Nombre de nids construits dans des espèces différentes en fonction du nombre de nids observés par individus.



Mâle (marron), femelle (rose) ; adulte (rond), subadultes (carré) et juvéniles (triangle).

En regardant les associations des espèces d'arbres utilisées par individus, on note que les individus apparentés ont des associations similaires (Figure 1-13).

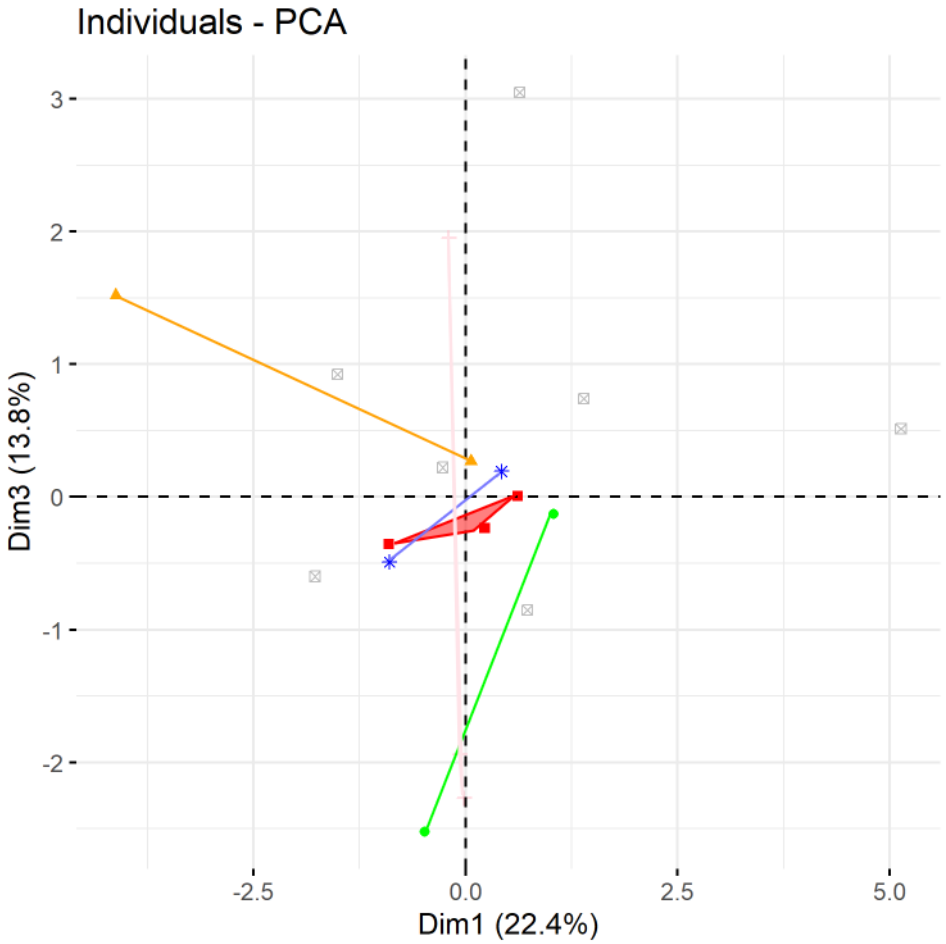
Figure 1-13 Analyse en Composantes Principales montrant les associations de 13 espèces d'arbres majoritairement utilisées par les individus (N > 25 nids) avec lien d'apparentement.



Matrilignage AG, KB, KT (rouge) ; matrilignage LA, LK, LV (rose) ; matrilignage KE, KJ, KW (orange) ; matrilignage BM, PP (bleu) ; matrilignage GB, GR (vert) ; individus dont on ne connaît pas d'apparentement (gris).

Ces résultats peuvent en partie être expliqués par le fait qu'une étude menée en captivité, trouve que les individus s'associant le plus la journée dorment plus souvent ensemble, particulièrement les individus apparentés (Lock & Anderson, 2013). Ainsi les individus apparentés à Sebitoli pourraient régulièrement dormir sur de mêmes sites de nids, des sites qui pourraient avoir certaines espèces d'arbres particulières. De plus, comme vu précédemment, les individus du même matrilignage dorment même régulièrement dans le même arbre. En enlevant ces arbres partagés par plusieurs individus apparentés, les résultats sont moins évidents pour certains matrilignages car on perd en pouvoir statistiques en enlevant un certain nombre de nids. Toutefois, on distingue encore des membres apparentés ayant des répertoires assez similaires (Figure 1-14). Il est possible que l'apprentissage de la construction du nid implique une certaine transmission du répertoire (discuté dans la Discussion générale). Plus de données de nids d'individus apparentés sont nécessaires.

Figure 1-14 Analyse en Composantes Principales montrant les associations de 13 espèces d'arbres majoritairement utilisées par les individus avec lien d'apparentement en excluant les arbres où des chimpanzés ont dormi à plusieurs dedans.



Matrilignage AG, KB, KT (rouge) ; matrilignage LA, LK, LV (rose) ; matrilignage KE, KW (orange) ; matrilignage BM, PP (bleu) ; matrilignage GB, GR (vert) ; individus dont on ne connait pas d'apparentement (gris).

IV) Choix du site de nids à Sebitoli

Les facteurs pouvant influencer les différents sites de nids sélectionnés par les chimpanzés de Sebitoli présentent un intérêt majeur pour mieux appréhender notre sujet de recherche. Ils peuvent contribuer à expliquer le comportement de construction de nids. Ainsi, si les chimpanzés choisissent des sites de nids en particulier selon certains critères (altitude, topographie, proximité de l'eau ou de la périphérie), il peut en résoudre une distribution spatiale particulière des sites qui peut concerner des sites présentant une disponibilité d'espèces d'arbres ou une abondance de moustiques différentes.

a. Répartition des sites de nids sur l'habitat

Les nids ne sont pas répartis de manière égale sur le territoire. Cela peut être dû en partie à un biais d'échantillonnage, où les sites de nids les plus faciles d'accès pour les assistants qui suivent les chimpanzés sont potentiellement plus représentés. Les nids les plus proches de la station de recherche sont également les plus susceptibles d'être trouvés à l'arrivée ou au départ des équipes sur le terrain dans des situations où les chimpanzés ont été perdus.

D'autres facteurs peuvent expliquer la répartition des nids sur l'habitat :

Effet de l'espèce d'arbre

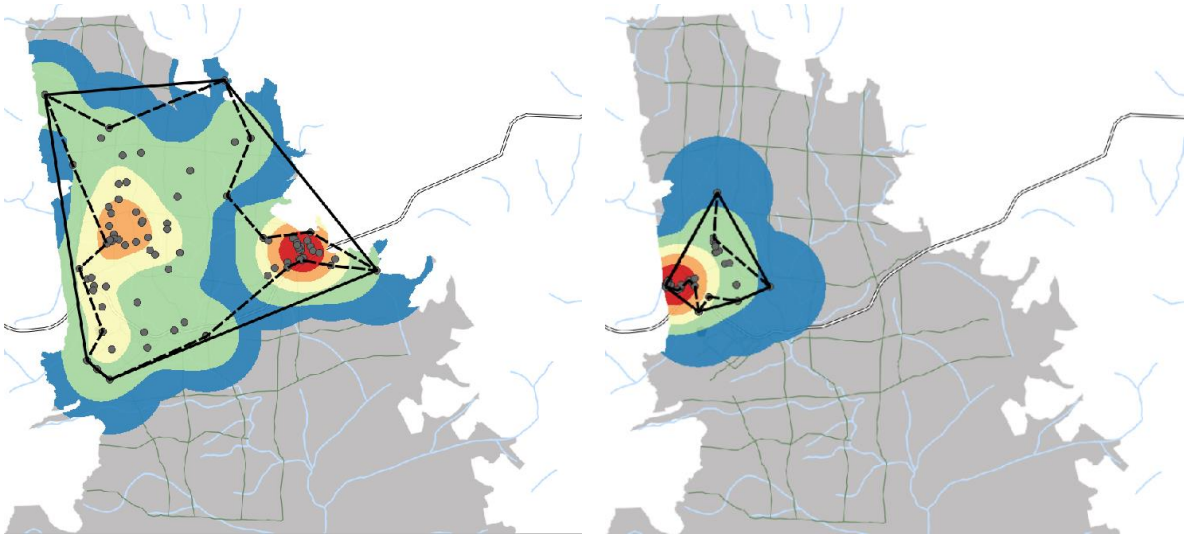
Les espèces d'arbres ne sont potentiellement pas présentes de manière homogène sur l'ensemble du territoire. On distingue des répartitions d'espèces d'arbres très différentes en étudiant la distribution des espèces d'arbres choisis pour fabriquer un nid (Tableau 1-9).

Tableau 1-9 Aires et périmètres des espèces d'arbres utilisées pour faire les nids sur le territoire des chimpanzés.

Espèces d'arbres	Nombre de nids	Aire convexe (km²)	Périmètre convexe (km)	Aire concave (km²)	Périmètre concave (km)
D. abyssinica	467	20,47	18,31	13,54	24,81
S. scheffleri	288	16,63	17,09	11,36	20,5
C. megalocorpus	164	8,90	12,76	6,92	13,9
T. africanus	133	10,91	13,65	5,18	19,28
UNK.1	123	1,30	4,76	0,89	5,33
V. nobilis	112	12,94	14,56	8,84	16,36
L. senegalensis	85	11,21	13,55	9,88	14,31
C. gomphophylla	70	8,23	11,97	6,66	12,53
O. welwitschii	35	6,55	10,8	4,81	11,37
UNK.2	33	2,54	8,28	0,86	9,41
C. africana	29	6,21	10,76	4,68	11,11
N. africana	28	6,84	11,97	5,94	12,97
E. grandis	26	6,23	10,83	5,2	11,25
B. unijugata	24	5,94	11,57	0,66	13,58
F. africana	23	7,65	12,53	4,65	13,56

On illustre ce propos avec deux exemples : UNK.1 et *V. nobilis* ont un nombre de nids similaire (123 vs 112 nids) et pourtant les arbres d'UNK.1 sont répartis sur une surface de 1,30 km² contre 12,94 km² pour *V. nobilis* (Figure 1-15).

Figure 1-15 Carte de la répartition des espèces d'arbres, *Vepris nobilis* (à gauche) et UNK.1 (à droite), utilisées pour faire les nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli.



Zone convexe (ligne continue), zone concave (ligne pointillée) et leur distribution par noyau de Kernel (bleu <5%, vert <25%, jaune <50%, orange< 75%, rouge<100%).

Ainsi selon où les chimpanzés se trouvent avant la tombée de la nuit, ils peuvent être très loin d'un site où des UNK.1 sont présents et donc ne pas les sélectionner pour leur nid. Toutefois nous ne possédons pas de carte de la distribution exacte de tous les arbres sur le territoire pour confirmer cette hypothèse.

Effet de la saison

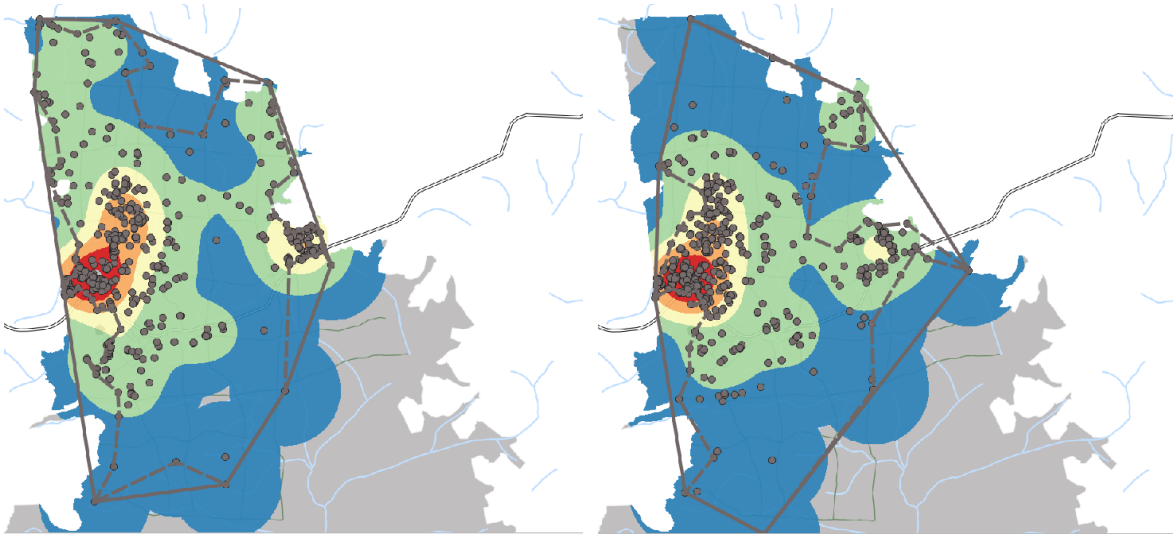
Les chimpanzés utilisent une zone de surface similaire pour fabriquer leurs nids entre la saison sèche et la saison des pluies (Tableau 1-10).

Tableau 1-10 Aires et périmètres des sites de nids sur le territoire des chimpanzés en fonction des saisons.

	Nombre de nids	**Aire convexe (km²)**	**Périmètre convexe (km)**	**Aire concave (km²)**	**Périmètre concave (km)**
Saison sèche	1083	20,99	18,62	16,05	24,11
Saison des pluies	1208	21,40	18,71	16,54	24,11

Par contre, leur répartition exacte est différente, avec une utilisation plus importante de la partie Nord de leur habitat lors de la saison sèche (Figure 1-16). Il est possible qu'en fonction de la saison, certains sites deviennent plus attrayants pour les chimpanzés : la présence de certaines ressources alimentaires temporaires, l'absence d'espèces gênantes (comme les éléphants à Sebitoli qui effectuent des migrations et ne sont pas présents tout au long de l'année sur l'ensemble du territoire) ou le niveau d'eau.

Figure 1-16 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli en fonction de la saison sèche (à gauche) et de la saison des pluies (à droite).



Zone convexe (ligne continue), zone concave (ligne pointillée) et leur distribution par noyau de Kernel (bleu <5%, vert <25%, jaune <50%, orange< 75%, rouge<100%).

Effet de l'individu

A Sebitoli, les individus (N > 25 nids) vivent sur un territoire estimé à 25 km² et n'utilisent en moyenne que 9,07 ± 3,18 km² pour faire leurs nids. Le plus petit territoire utilisé est de 4,81 km² par le subadulte PR et le plus grand est de 14,05 km² par le subadulte KB (Tableau 1-11 et Figure 1-17). Les adultes femelles ont une zone de sites de nids plus petite que celle des adultes mâles (7,79 vs 10,11 km², t-test : t = -2,36, df = 28, *p-valeur* = 0,0257).

Figure 1-17 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli pour les sub-adultes mâles KB (à gauche), PR (à droite).

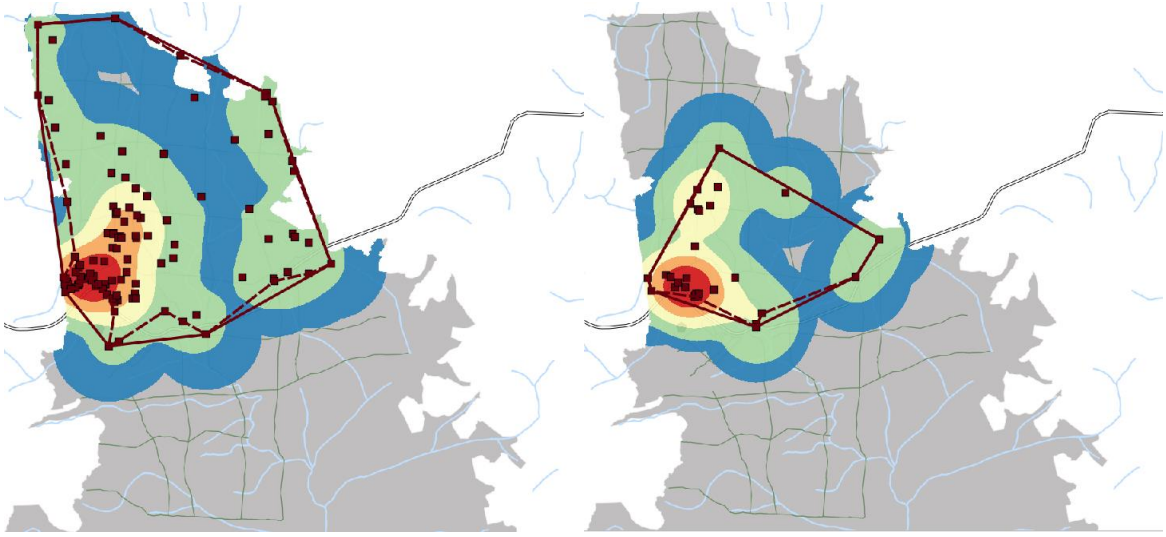


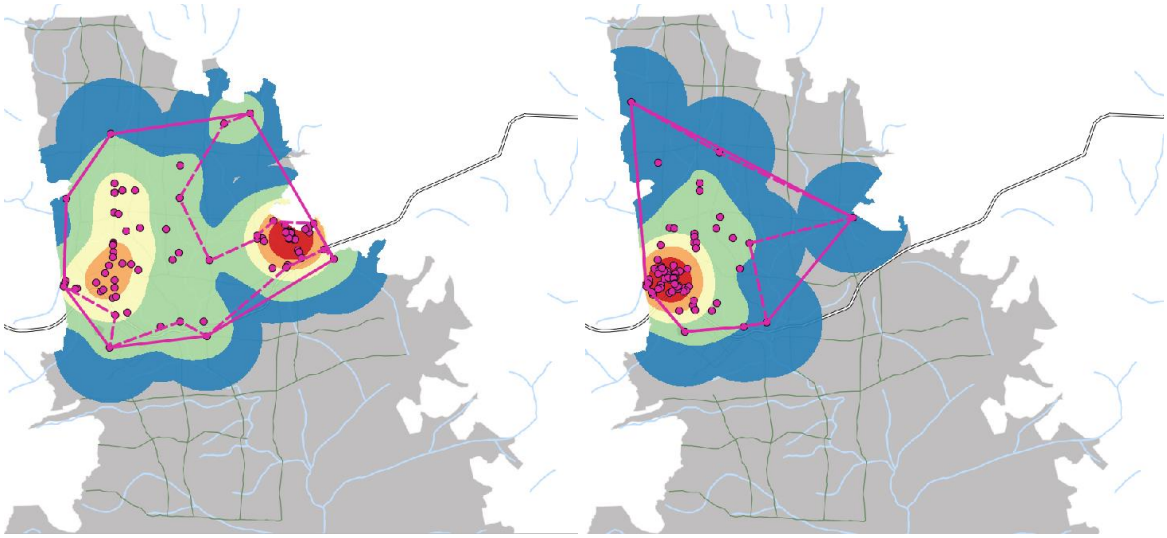
Tableau 1-11 Aires et périmètres des sites de nids sur le territoire des chimpanzés par individus (N > 25 nids).

Individu	Sexe	Nombre de nids	Aire convexe (km^2)	Périmètre convexe (km)	Aire concave (km^2)	Périmètre concave (km)
AG	M	181	12,75	13,32	11,47	14,95
BM	M	110	9,69	12,06	7,59	14,55
ET	M	92	12,29	13,74	8,86	19,48
GB	F	78	9,27	11,49	6,41	14,51
GL	F	87	6,09	10,23	5,09	10,97
GN	F	25	7,77	11,14	7,19	11,66
GR	M	57	9,00	11,61	7,48	12,49
HU	M	35	11,20	13,60	7,10	14,67
KB	M	112	14,05	14,48	12,82	15,34
KE	F	139	10,76	13,04	7,15	16,10
KI	M	41	6,34	9,98	4,43	11,29
KJ	F	87	10,85	13,18	8,31	14,18
KT	F	160	13,46	14,32	11,00	17,24
KW	M	62	7,60	11,67	6,77	11,88
LA	M	105	14,47	15,40	13,97	15,52
LK	M	69	7,52	10,94	6,90	11,16
LV	M	52	5,11	9,07	5,10	9,07
MN	M	26	3,21	8,84	0,61	11,32
MU	M	30	9,96	12,42	8,23	12,92
OY	M	32	5,24	9,24	4,95	9,32
PP	F	88	6,37	10,51	4,92	11,70
PR	M	30	4,81	8,79	4,58	8,87
SA	F	25	7,75	10,75	5,81	11,87
UL	M	77	12,01	13,59	11,98	13,60

Zone convexe (ligne continue), zone concave (ligne pointillée) et leur distribution par noyau de Kernel (bleu <5%, vert <25%, jaune <50%, orange< 75%, rouge<100%).

Certains individus sont plus à l'Ouest du territoire comme la femelle GB et d'autres à l'Est comme la femelle GL (Figure 1-18).

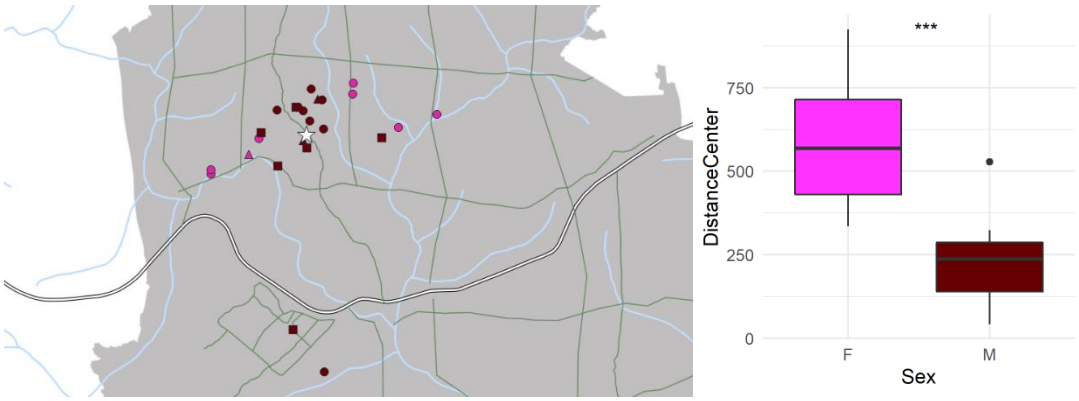
Figure 1-18 Carte de la distribution des sites de nids sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli pour les adultes femelles GB (à gauche) et GL (à droite).



Zone convexe (ligne rose continue), zone concave (ligne rose pointillée) et leur distribution par noyau de Kernel (bleu <5%, vert <25%, jaune <50%, orange< 75%, rouge<100%).

Lorsqu'on regarde le centroïde des sites de nids des individus, on observe que les femelles sont plus excentrées que les mâles sur le territoire (Figure 1-19). Il existe donc une utilisation différentielle du territoire dans la construction des nids à l'échelle des individus et de leur sexe, ce qui est sans doute liée à l'utilisation du domaine vital dans la journée avec une surface utilisée plus vaste chez les mâles que chez les femelles (Chapman & Wrangham, 1993; Lehmann & Boesch, 2005; Williams et al., 2002).

Figure 1-19. Carte du centroïde des nids par individus selon leur sexe (à gauche) et boite à moustaches de la distance du centroïde des nids d'un individu par rapport à celui de la communauté (à droite).



Mâle (marron), femelle (rose) ; adulte (rond), subadultes (carré) et juvéniles (triangle) ; tous les individus (étoile)

b. Eloignement à un point d'eau (rivière ou marécage)

Les sites de nids sont à 175,57 ± 114,49 mètres d'un point d'eau sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli.

Effet de la saison et des conditions météorologiques

A Sebitoli, les chimpanzés choisissent des sites de nids plus loin de l'eau pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies (186,85 vs 163,50 m, t-test : t = 4,77, df = 2100, *p-valeur* < 0,0001). Un phénomène qui serait lié au fait que plus il fait humide dans la journée, plus ils construisent proche de la rivière (régression linéaire, coefficient = -18,644, *p-valeur* = 0,0152). Un résultat inattendu, puisqu'on pouvait s'attendre à des sites plus loin des points d'eau en saison des pluies pour éviter les moustiques qui apprécient l'eau.

c. Altitude

Les sites de nids sont à 1473 ± 19,97 mètres d'altitude sur le territoire des chimpanzés de Sebitoli.

Effet de la saison et des conditions météorologiques

Les chimpanzés de Sebitoli choisissent des sites de nids en plus haute altitude pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies (1474,68 vs 1470,72 m, t-test : t = 4,69, df = 2170, *p-valeur* < 0,0001). Un résultat lié au fait que plus il fait humide dans la journée, plus ils construisent des nids à basse altitude (régression linéaire, coefficient = -6,30, *p-valeur* < 0,0001). Un résultat inattendu, puisqu'on pouvait s'attendre à des sites plus hauts en saison des pluies pour éviter l'humidité. Toutefois, la différence de quelques mètres n'implique potentiellement pas une différence notable dans le ressenti d'humidité ou de température pour les chimpanzés.

d. Topographie et exposition

A Sebitoli, les sites de nids sont construits à 81,49% (N = 1867) sur de fortes pentes (> 2,5%), 15,54% (N = 356) sur des pentes modérées (1 - 2,5%) et 2,97% (N = 68) sur des zones plates (< 1%). Des résultats similaires à ceux trouvés dans la littérature pour la même sous-espèce (Chitayat et al., 2021; Hakizimana et al., 2015; Hernandez-Aguilar, 2009; Hernandez-Aguilar

et al., 2013; Ogawa et al., 2014; Suzuki, 1969), et qui pourraient être dus à la forte présence des humains dans la zone.

Les sites de nids sur des pentes fortes sont exposés à 19,82% (N = 370) au Nord-Est (0 - 90°), 27,48% (N = 513) au Nord-Ouest (270 - 380°), 22,51% (N = 421) au Sud-Est (90 - 180°) et 30,16% (N = 563) au Sud-Ouest (180 - 270°).

Effet de la saison et des conditions météorologiques

Pendant la saison sèche, les sites de nids sont en général sur des pentes plus fortes qu'en saison des pluies (7,11 vs 6,49%, t-test : t = -0,88, df = 2179, *p-valeur* = 0,0004). Ce qui serait lié au fait que plus la journée est humide, moins les nids sont construits sur des pentes (régression linéaire, coefficient = -0,75, *p-valeur* = 0,0062).

Pour les sites de nids sur de fortes pentes, ils sont plus exposés à l'Ouest pendant la saison des pluies et à l'Est pendant la saison sèche (test du chi-deux, X = 32,62, df = 3, *p-valeur* < 0,0001). Ainsi, les individus pendant la saison des pluies sont exposés plus longtemps aux derniers rayons de soleil de la journée pour construire leurs nids, alors qu'en saison sèche ils sont exposés plus rapidement aux premiers rayons du soleil.

Conclusion et transition

A partir de 2291 nids étudiés, nos résultats montrent que les chimpanzés de Sebitoli ne construisent pas de nids au sol et en moyenne à 12,95 mètres au-dessus du sol. La hauteur de nid est significativement plus élevée chez les femelles (14,14 m) que chez les mâles (12,17 m), chez les juvéniles (13,9 m) que chez les sub-adultes (13,2 m) que les adultes (12,9 m) et chez les femelles en œstrus 1 (14,3 m) que chez les femelles en œstrus 2 (13,5 m) et en œstrus 3 (12,4 m), et quand la température est basse. Les nids mesurent en moyenne 76,0 centimètres de long, 58,3 centimètres de large et 17,8 centimètres d'épaisseur, avec des nids plus longs (79,3 cm) et épais (19,1 cm) chez les mâles que chez les femelles (62,1 et 13,4 cm). Les individus commencent à construire leurs nids en moyenne à 18:43, ils le font plus tôt en saison des pluies (18:39) qu'en saison sèche (18:48), en parallèle les femelles commencent à construire plus tôt (18:39) que les mâles (18:46). La taille du groupe est en moyenne à 6,1 individus, les groupes sont plus importants en saison des pluies (6,6) qu'en saison sèche (5,7), et lorsqu'il y a une femelle en œstrus 3 présente (7,5 vs 5,5). La surface des sites de nids des mâles est plus centrale sur l'habitat et plus grande que celle des femelles. Les sites de nids sont en plus basse altitude, plus proches de la rivière et sur des pentes moins fortes pendant la saison des pluies par rapport à la saison sèche.

En outre, les chimpanzés de Sebitoli comme d'autres sites, sont sélectifs envers les espèces d'arbres dans lequel ils construisent leurs nids avec une espèce, *Diospyros abyssinica* choisie en rang 1 par 79% des chimpanzés, *Strombosia scheffleri* choisie en rang 2 ou 3 par 75% et *Croton megalocarpus* en rang 2 ou 3 par 25%. Ces trois espèces les plus utilisées représentent 50% des nids bien que 54 espèces soient utilisées pendant les 5 années de données étudiées. Ce choix et cette sélectivité semblent cependant varier légèrement d'un individu à l'autre en partie selon son matrilignage même s'il reste assez homogène au niveau de la communauté et du temps.

Dans ce premier chapitre, nous avons examiné le comportement de construction de nid des chimpanzés de Sebitoli dans le parc national de Kibale, en Ouganda où une variabilité individuelle s'exprime sur différents critères de construction de nids mais où il existe un consensus pour les espèces d’arbres favorites. Qu'est-ce qui explique ce choix partagé par les membres qui composent cette communauté ? Afin de pouvoir tester notre hypothèse relative à une sélectivité liée à des propriétés répulsives des composés aromatiques des plantes choisies, nous avons effectué un recensement (non exhaustif) des principaux insectes et arthropodes représentant des sources de nuisance potentielle et vecteurs d’agents pathogènes à Sebitoli, à savoir les tiques et les moustiques.

CHAPITRE 2 . DISTRIBUTION DES VECTEURS A SEBITOLI







I) Capture de moustiques dans la zone de Sebitoli : une étude préliminaire

Introduction

Il existe plus de 3500 espèces de moustiques dans le monde, dont plus de 800 sont présentes en Afrique. En Ouganda, les informations sur la distribution et l'écologie des espèces ont été compilées par le programme de surveillance des arbovirus mené à l'Institut ougandais de recherche sur les virus (East African Virus Research Institute) entre le milieu des années 1930 et le début des années 1970 période pendant laquelle le projet a été suspendu suite à l'effondrement de la Communauté d'Afrique de l'Est (Corbet, 1963; Gillett, 1951; Haddow et al., 1947; Haddow & Ssenkubuge, 1973, 1974). Haddow et Ssenkubuge (1973, 1974) ont trouvé 18 espèces et sous-espèces d'anophèles, dont les femelles qui peuvent transmettre le paludisme lors de leur repas sanguin. Il s'est ensuite écoulé 40 ans avant que le programme de surveillance des arbovirus ne soit rétabli. À la fin des années 2000, 88 espèces de moustiques dont 13 anophèles ont été dénombrées depuis cinq sites de l'ouest de l'Ouganda à l'aide de pièges lumineux et au CO_2 posés du crépuscule à l'aube (Mutebi et al., 2012). Le plus petit nombre d'espèces (22) dont un seul anophèle (*Anopheles implexus*) a été collecté sur quatre jours dans le parc national de Kibale, près de la station de terrain biologique de l'Université Makerere (Makerere University biological field station, MUBFS). En parallèle, pendant deux ans, d'autres chercheurs ont collecté régulièrement des moustiques dans l'habitat de deux communautés de chimpanzés à Kibale: ils ont obtenu jusqu'à 10 espèces d'anophèles différentes (Krief et al., 2012). Ils ont observé moins de moustiques avec une diversité moindre sur les sites de nids des chimpanzés par rapport aux sites d'alimentation précédents. Ainsi, un emplacement relativement proche peut avoir une combinaison différente de moustique. Les chimpanzés pourraient en tirer profit en sélectionnant des sites afin de minimiser le contact avec les moustiques pendant la nuit (Krief et al., 2012). En outre, le nombre et la diversité d'espèces de moustiques peuvent évoluer dans le temps et les méthodes de capture peuvent également avoir un effet sur les espèces de moustiques mises en évidence. Par exemple à Zika, en Ouganda, par rapport à un recensement effectué 40 ans auparavant, 20 espèces manquent et 22 nouvelles espèces ont été enregistrées donc 19 collectées potentiellement grâce à l'utilisation d'un nouveau type de piège (Kaddumukasa et al., 2014). Cela pourrait être dû à l'activité humaine autour de la forêt qui a augmenté et impacté certaines espèces de moustiques spécialisées (Ayala et al., 2009; Brant et al., 2016; Kaddumukasa et al., 2014; Su & Woods, 2001). Ainsi, de

multiples facteurs semblent jouer un rôle dans la répartition des espèces de moustiques (spécialement les moustiques capturés dans les pièges) :

Saison et météo

Les densités et les nombres d'espèces de moustiques fluctuent entre les saisons. Les variations saisonnières peuvent être importantes et on pense qu'elles sont liées à la quantité et à la répartition des précipitations qui affectent l'abondance des sites de reproduction de certaines espèces de moustiques (Lumsden, 1952). Mais d'autres conditions microclimatiques peuvent jouer un rôle comme l'exposition au soleil, la température, l'évapotranspiration et l'humidité relative qui affectent différemment les espèces (Ayala et al., 2009; Kabbale et al., 2013; Mattingly, 1946; Miller et al., 1970; Munhenga et al., 2014). La présence de certaines espèces est maximale lorsque les précipitations et l'humidité sont élevées et que la température et l'ensoleillement sont faibles, alors que pour d'autres, c'est lorsque la température et l'ensoleillement sont élevés et que les précipitations et l'humidité sont faibles (Ayala et al., 2009).

Plus précisément, lors des jours de collecte, l'activité de certaines espèces peut également être impactée par les facteurs météorologiques immédiats conduisant à une diminution des moustiques piégés lorsque le vent est fort, la température et les précipitations sont faibles (Karki et al., 2016; Lumsden, 1952; Provost, 1973).

Moment de la journée et phase de la lune

L'activité de certaines espèces varie au cours de la journée (Bates, 1944; Mattingly, 1946), les pics d'activités pouvant être différents selon les localités (Haddow & Ssenkubuge, 1974). Par exemple, en Ouganda, la plupart des espèces forestières d'anophèles ont un pic d'activité pendant la nuit (Haddow et al., 1947; Haddow & Ssenkubuge, 1973, 1974).

Pour les espèces nocturnes, la lune peut avoir un impact significatif sur l'activité des moustiques. Certaines études montrent que la luminosité de la lune augmente l'abondance relative de certains vecteurs (Bidlingmayer, 1964; Brant et al., 2016; Charlwood et al., 1986) pendant que d'autres études mettent en avant une diminution de certains vecteurs (Miller et al., 1970; Rubio-Palis, 1992; Singh et al., 1996).

Altitude

La composition des échantillons collectés de moustiques varie en diversité d'espèces avec l'altitude (Devi & Jauhari, 2004), le nombre total d'individus diminuant avec l'altitude (Adungo, 1993; Shililu et al., 2003).

Répartition verticale

En forêt, il a été démontré que la faune d'insectes varie en fonction de la structure verticale (Brant et al., 2016; Haddow et al., 1947). Différentes espèces de moustiques ont des répartitions de vol particulières, certaines espèces volant et se nourrissant près du sol, certaines espèces montrant une préférence pour les hauteurs de canopée plus élevées, tandis que d'autres montrent un profil de répartition verticale aléatoire ou bimodale (Bates, 1944; Snow, 1982; Su & Woods, 2001). Au Brésil, bien que la plupart des anophèles de forêt soient capturés dans la canopée, ils sont également présents au sol (Lourenço-de-Oliveira & Luz, 1996). Au Gabon, certaines espèces d'anophèles, vecteurs du paludisme chez les grands singes, sont plus abondantes à mi-hauteur (10-12 m) par rapport au sol ou à la canopée, une répartition qui pourrait être motivée par l'abondance de potentiels hôtes : les grands singes dans leurs nids (5-15 m) sur le site étudié (Makanga et al., 2016).

Hôtes

Certaines espèces de moustiques témoignent d'une véritable spécialisation dans le choix de leurs hôtes. La majorité des espèces de moustiques sont plutôt opportunistes et montrent une grande plasticité dans le choix de leurs hôtes liée à leur densité , ainsi des hôtes abondants seront privilégiés, car ils constituent une source de sang plus facilement disponible (Lefèvre et al., 2009; Takken & Verhulst, 2013). D'autres facteurs peuvent également jouer un rôle dans la sélectivité d'hôtes, tels que l'odeur, la qualité du sang, la couleur, la chaleur corporelle, l'humidité relative, la masse corporelle, le sexe, le comportement défensif, le climat, les parasites et les pathogènes (Costantini et al., 1998; Takken & Verhulst, 2013).

Dans cette étude, nous étudierons la diversité et l'abondance des espèces de moustiques, notamment des anophèles femelles présentes dans le domaine vital de la communauté de chimpanzés Sebitoli vivant dans le parc national de Kibale, en Ouganda. Nous analyserons comment les moustiques, la nuit, se répartissent en fonction de la saison, la température, l'humidité relative, l'altitude et la position verticale dans la forêt.

Matériels et méthodes

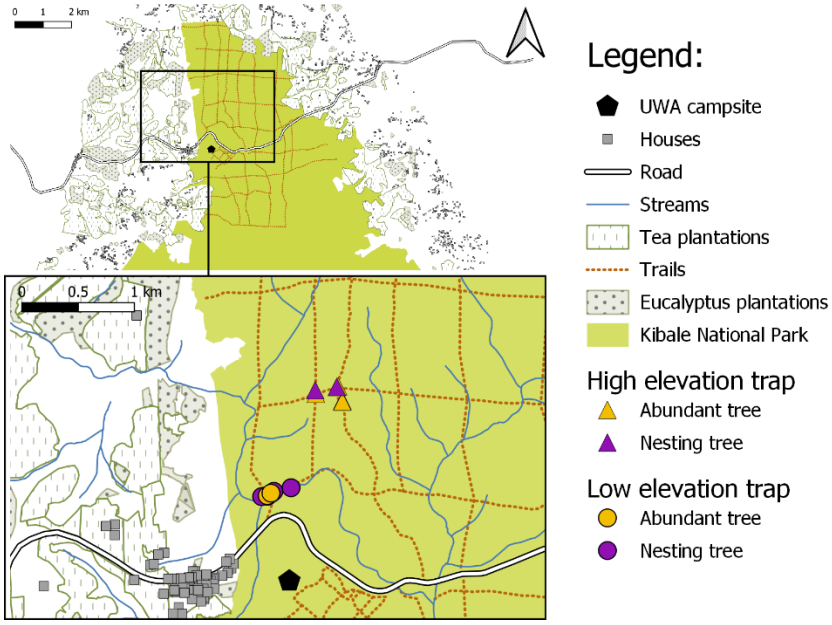
Site d'étude et comportement de construction de nid des chimpanzés

Voir Introduction et Chapitre 1.

Collecte et tri des moustiques

Les moustiques ont été collectés par deux assistants de terrain de SCP, John Kakonge et Charles Twesige pendant une session de Janvier à Mars (saison sèche) puis une autre de Septembre à Novembre (saison des pluies) 2021. Chaque semaine, ils visitaient deux sites d'altitude différente, un site à basse altitude près de la rivière à 1450 m et un plus haut à 1490 m. Sur chaque site, des pièges à moustiques ont été installés dans trois espèces d'arbres que les chimpanzés utilisent régulièrement pour construire leurs nids (*Celtis gomphophylla*, *Diospyros abyssinica* et *Strombosia scheffleri*) et trois espèces d'arbres abondantes dans l'habitat de Sebitoli, mais peu ou pas choisies pour y construire un nid (*Celtis africana*, *Chrysophyllum albidum* et *Neoboutonia macrocalyx*) (Figure 2-1).

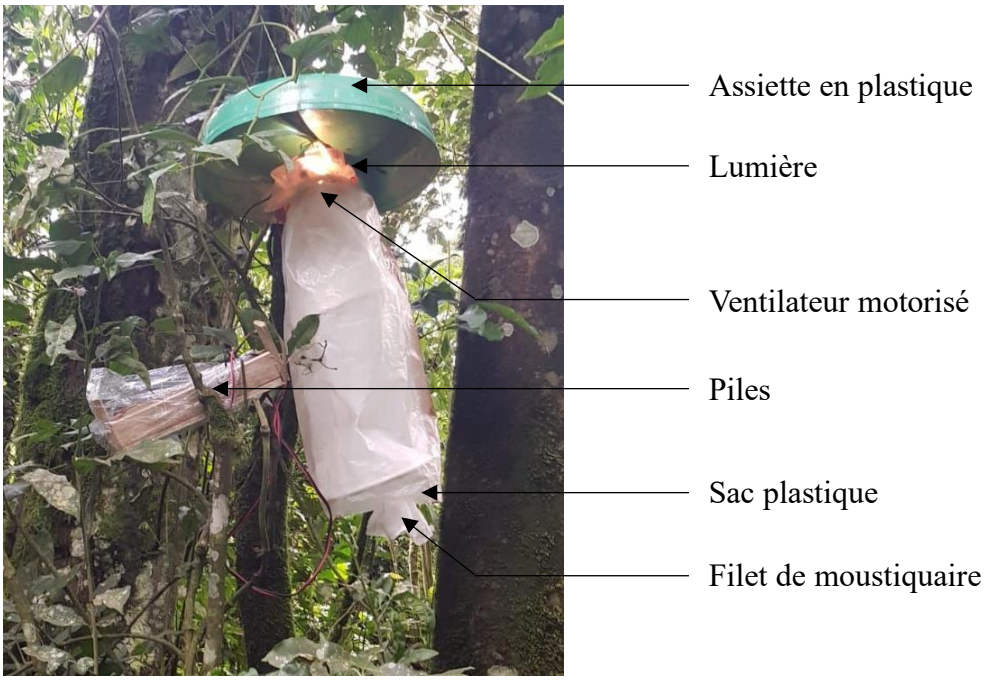
Figure 2-1 Carte des pièges à moustiques mis en place dans l'habitat de Sebitoli.



Pour chaque arbre, un piège a été placé à 2 m et l'autre à 10-12 m, la hauteur moyenne des nids de chimpanzés. Au total huit pièges étaient installés trois fois par semaine, soit au total 152 pièges sur 19 nuits en saison sèche et 424 pièges sur 53 nuits en saison des pluies. Les pièges ont été installés avant le coucher du soleil (à 17h55 en moyenne) et retirés après le lever du soleil (à 07h20 en moyenne). La température et l'humidité relative ont été enregistrées grâce à

un thermo-hygromètre. L'éclairement lunaire (c'est-à-dire la mesure de l'illumination résultant de la phase lunaire éclairant une surface) de chaque nuit de l'étude a été obtenu avec l'outil web de la marine américaine (https://aa.usno.navy.mil/data/MoonFraction). Les pièges artisanaux fournis par Jean-Charles Gantier (professeur honoraire d'université et chercheur indépendant au Laboratoire des identifications Fongiques et Entomo-Parasitologiques, Mennecy en France) étaient constitués d'un corps comprenant un moteur de photocopieuse alimenté par quatre piles de 1,5 volt faisant tourner ventilateur et d'un filet constitué d'une moustiquaire dans lesquels les insectes sont aspirés et maintenus grâce au flux d'air du ventilateur. Pour les attirer vers le piège, des ampoules en tungstène et/ou LED ont été fixées sur le corps du piège. Pour protéger le piège de la pluie, un sac en plastique a été utilisé pour couvrir le filet. Sur le dessus, une assiette en plastique de 30 cm de diamètre a été ajoutée pour protéger le corps et pour aider à attirer les moustiques en réfléchissant la lumière et en permettant une meilleure aspiration des moustiques à l'intérieur du piège (Figure 2-2). Les pièges ont été suspendus à l'arbre support avec une corde en nylon qui a une bonne résistance à la pluie et à l'abrasion. Celle-ci a été placée sur une branche à environ 15 m au-dessus du sol grâce à un lance-pierre ou en escaladant l'arbre support.

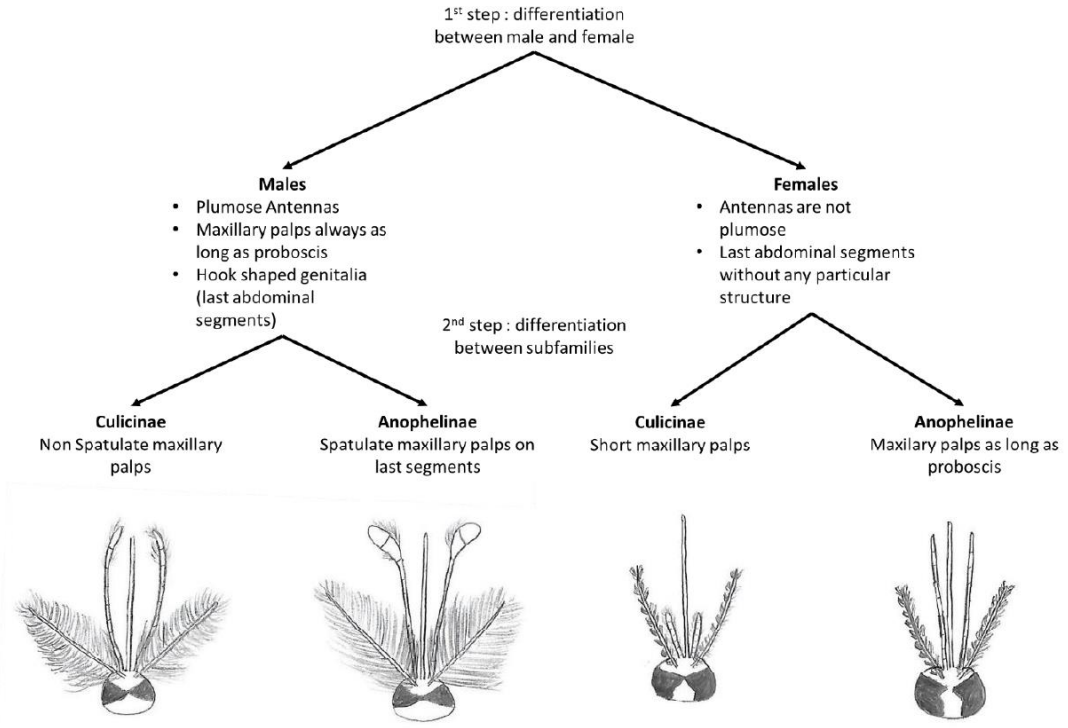
Figure 2-2 Photo d'un piège à moustiques posé sur le terrain.



A l'arrêt du moteur, les filets étaient fermés et ramenés à la station de recherche avec précaution à la station pour éviter d'abîmer les insectes. Les filets étaient enfermés dans un sac en plastique avec un morceau de coton imbibé de chloroforme pour anesthésier les insectes. Une fois les

insectes endormis, les moustiques ont d'abord été triés des autres insectes. Ensuite, les moustiques mâles et femelles ont été comptés. Puis, les moustiques anophèles ont également été comptés séparément des autres mâles et femelles suivant les instructions d'identifications préalablement données par J-C Ganthier (Figure 2-3). Tous les échantillons de moustiques ont été conservés dans des tubes Falcon avec du Silicagel. Une identification à l'espèce a été faite avec Jean-Charles Gantier pour les anophèles femelles selon les clés d'identification de Gillies et De Meillon (1968).

Figure 2-3 Processus d'identification des moustiques pour déterminer le sexe et distinguer les anophèles (Jean-Charles Gantier, communication personnelle).



Analyse des données

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R, version 3.6.0 (Team, 2021). Lors de la comparaison des valeurs moyennes entre les deux saisons, soit deux populations de données indépendantes, nous avons effectué un test t de Student. Lorsque nous avons comparé les valeurs moyennes entre plusieurs groupes indépendants (comme le genre ou le type de végétation), nous avons effectué un test anova.

Pour étudier si la température, l'humidité relative et l'éclairement lunaire de la nuit, l'altitude, l'espèce d'arbre et la hauteur du piège influençaient le nombre de moustiques, le nombre de femelles et le nombre de femelles anophèles, nous avons utilisé une approche de

modèle linéaire généralisé (GLM) (Dobson & Barnett, 2018; Schielzeth, 2010), avec une structure de Poisson puisque la variable de sortie était un nombre rond. Pour permettre la comparaison entre les estimations, toutes les variables continues ont été mises à l'échelle avec une moyenne de 0 et un écart-type de 1 (c'est-à-dire une transformation en z). Nous avons confirmé qu'il n'y avait pas de problèmes de corrélations entre les facteurs de nos modèles sur la base du facteur d'inflation de la variance (VIF) (VIF maximum < 1,49 dans le modèle des moustiques, < 1,48 dans le modèle des femelles, < 1,48 dans le modèle des femelles anophèles), en utilisant la fonction "vif" du package "car" (Fox et al., 2012). Nous avons évalué l'effet conjoint des variables en comparant le modèle complet, incluant les prédicteurs testés ainsi que les variables de contrôle, au modèle nul, à l'aide d'un test de rapport de vraisemblance (fonction R "anova" réglée sur "Chisq" (Dobson & Barnett, 2018)). Dans le cas où cette comparaison était significative, nous avons ensuite testé l'effet singulier de chaque variable en comparant la déviance du modèle complet et la déviance d'un modèle réduit (Forstmeier & Schielzeth, 2011) excluant une à une la variable d'intérêt, à l'aide de la fonction "drop1" (Barr et al., 2013). Pour tenir compte de l'effet des tests multiples, nous avons maintenu le taux de fausse découverte à la valeur nominale de 0,05 (Benjamini et al., 2001). Les échantillons comprenaient un total de 576 points pour tous les modèles. Nous avons vérifié visuellement l'hypothèse des modèles (par exemple, la distribution homogène des résidus par rapport aux valeurs ajustées), et évalué la stabilité des modèles en utilisant divers paramètres tels que les valeurs de l'effet de levier (modèle moustiques : 0,12 ; modèle femelles : 0,13 ; modèle anophèles : 0,17), la distance maximale de Cook (modèle moustique : 0,97 ; modèle femelle : 1,15 ; modèle anophèle : 0,29), la Dffits maximale (modèle moustique : 1,06 ; modèle femelle : 1,23 ; modèle anophèle : 1,18) et la DFBetas maximale (modèle moustique : 2,25 ; modèle femelle : 2,36 ; modèle anophèle : 3,60). Ainsi, nous n'observons pas de cas manifestement influents (Queen et al., 2002). En outre, la surdispersion des valeurs n'était pas un problème majeur (modèle moustiques : 6,37 ; modèle femelles : 5,71 ; modèle anophèles : 1,68).

Résultats

Entre janvier et mars, puis septembre et novembre 2021 (72 nuits), 2200 moustiques ont été collectés comportant 1728 femelles dont 78 femelles *Anopheles implexus* et une *An. ziemanni*. Dans la forêt de Kibale, l'abondance relative des moustiques (individus par pièges) est plus forte à Sebitoli alors que celle des moustiques femelles anophèles est plus forte à Kanyawara et Kanyanchu (Tableau 2-1).

Tableau 2-1 Abondance relative des moustiques en général et des anophèles sur trois sites de collecte au sein du parc national de Kibale.

Moustiques	Sebitoli	Kanyawara*	Kanyanchu*
♂♀	3,82	1,56	1,11
♀ *Anopheles*	0,14	0,66	1,23

**(Krief et al., 2012).*

Aucune différence significative dans le nombre total de moustiques, y compris le nombre de femelles ou de femelles anophèles, n'a été trouvée entre les saisons (Tableau 2-2).

Tableau 2-2 Nombre moyen de moustiques collectés dans chaque piège selon la saison et résultat du t-test.

Moustiques	Saison sèche	Saison des pluies	*p-valeur*
♂♀	4,84 (N = 735)	3,48 (N = 1465)	0,08
♀	3,83 (N = 582)	3,13 (N = 1146)	0,13
♀ *Anopheles*	0,18 (N = 28)	0,12 (N = 51)	0,34

En examinant les espèces d'arbres où les pièges ont été posés, nous avons collecté plus de moustiques femelles et mâles en général dans les espèces d'arbres abondantes ; mais en focalisant sur les anophèles femelles, nous n'avons trouvé aucune différence significative dans leur capture entre les espèces d'arbres abondantes et les espèces d'arbres choisis pour les nids (Tableau 2-3).

Tableau 2-3 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction du type d'espèce d'arbre où le piège a été posé et résultat du t-test.

Moustiques	Espèces d'arbres abondantes	Espèces d'arbres - nids	*p-valeur*
♂♀	4,47 (N = 1279)	3,21 (N = 921)	0,02*
♀	3,56 (N = 1018)	2,47 (N = 710)	0,02*
♀ *Anopheles*	0,17 (N = 50)	0,10 (N = 29)	0,16

En gris, les endroits où un nombre significativement plus élevé de moustiques a été trouvé.

Tous les modèles complets diffèrent significativement des modèles nuls (toutes les *p-valeur* < 0,0001) et offrent ainsi une explication plus plausible que le hasard ne l'aurait fait.

Des températures plus élevées la nuit augmentent les chances de capturer les moustiques en général ainsi que les moustiques femelles (moustiques, estimation ± sd: 1,65 ± 0,17, χ^2 = 89,33, df = 1, *p-valeur* < 0,0001; femelles, estimation ± sd: 1,41 ± 0,20, χ^2 = 50,19, df = 1, *p-valeur* < 0,0001), mais n'ont aucun impact sur le nombre d'anophèles femelles (χ^2 = 0,20, df = 1, *p-valeur* = 0,6536) (Tableau 2-4).

D'une manière similaire, une humidité relative plus élevée la nuit augmente les chances de capturer des moustiques en général et des moustiques femelles en particulier (moustiques, estimation±sd: 0,31 ± 0,06, χ^2 = 31,31, df = 1, *p-valeur* < 0,0001; femelles, estimation±sd: 0,41 ± 0,07, χ^2 = 40,98, df = 1, *p-valeur* < 0,0001), mais n'a aucun impact sur le nombre d'anophèles femelles (χ^2 = 0,36, df = 1, *p-valeur* = 0,5495) (Tableau 2-4).

La lune a un effet négativement corrélé sur les captures de moustiques, où plus de moustiques en général, incluant les moustiques femelles et les moustiques femelles anophèles, sont collectés lorsque la lune éclaire plus faiblement (moustiques, estimation ± sd : -0,84 ± 0,07, χ^2 = 140,78, df = 1, *p-valeur* < 0,0001 ; femelles, estimation ± sd : -0,71 ± 0,08, χ^2 = 79,48, df = 1, *p-valeur* < 0,0001 ; anophèles, estimation ± sd : -0,97 ± 0,38, χ^2 = 6,47, df = 1, *p-valeur* = 0,0110) (Tableau 2-4).

Tableau 2-4 Résultats du GLM sur le nombre de moustiques collectés, de femelles et d'anophèles femelles dans les sites.

	Estimation	**Écart type (sd)**	**Degré de liberté (df)**	**Valeur statistique (χ^2)**	***p-valeur***
Modèle moustiques (n = 576)	NbMoustiques ~ Température.z + HumiditéRelative.z + EclairementLunaire.z + Altitude + EspèceArbre + Hauteur, famille = Poisson				
Intercept	-8,77	1,20			
Température.z	1,65	0,17	1	89,33	<0,001***
HumiditéRelative.z	0,31	0,06	1	31,31	<0,001***
EclairementLunaire.z	-0,84	0,07	1	140,78	<0,001***
Altitude	0,43	0,05	1	89,61	<0,001***
EspèceArbre	-0,95	0,07	5	344,28	<0,001***
Hauteur	0,98	0,05	1	467,91	<0,001***
Modèle femelles (n = 576)	NbFemelles ~ Température.z + HumiditéRelative.z + EclairementLunaire.z + Altitude + EspèceArbre + Hauteur, famille = Poisson				
Intercept	-9,08	1,38			
Température.z	1,41	0,20	1	50,19	<0,001***
HumiditéRelative.z	0,41	0,07	1	40,98	<0,001***
EclairementLunaire.z	-0,71	0,08	1	79,48	<0,001***
Altitude	0,50	0,05	1	92,36	<0,001***
EspèceArbre	-0,86	0,08	5	309,66	<0,001***
Hauteur	1,23	0,06	1	547,65	<0,001***
Modèle anophèles (n = 576)	NbAnophèles ~ Température.z + HumiditéRelative.z + EclairementLunaire.z + Altitude + EspèceArbre + Hauteur, famille = Poisson				
Intercept	2,82	6,17			
Température.z	-0,40	0,89	1	0,20	0,6536
HumiditéRelative.z	-0,17	0,28	1	0,36	0,5495
EclairementLunaire.z	-0,97	0,38	1	6,47	0,0110*
Altitude	-2,49	0,43	1	61,55	<0,001***
EspèceArbre	-1,66	0,30	5	50,70	<0,001***
Hauteur	1,02	0,25	1	18,00	<0,001***

".z", variable z-transformées pour avoir une moyenne de 0 et un écart-type de 1 ; NbMoustiques : nombre de moustiques collectés dans un piège ; NbFemelles : nombre de moustiques femelles collectés dans un piège ; NbAnophèles : nombre de moustiques anophèles femelles collectés dans un piège ; Température : température moyenne mesurée en °C le soir et le matin de la collecte ; HumiditéRelative : pourcentage d'humidité relative mesuré en % le soir et le matin

de la collecte ; Eclairement.Lunaire : pourcentage d'illumination de la lune lors de la collecte ; Altitude : variable qualitative pour un site à haute ou basse altitude ; EspèceArbre : espèce d'arbre dans laquelle le piège a été placé ; Hauteur : variable qualitative pour un piège au sol ou à hauteur de nid.

L'altitude du site a un impact négatif sur le nombre de moustiques en général et de moustiques femelles (moustiques, estimation ± sd : 0,43 ± 0,05, χ^2 = 89,61, df = 1, *p-valeur* < 0,0001 ; femelles, estimation ± sd : 0,50 ± 0,05, χ^2 = 102,10, df = 1, *p-valeur* < 0,0001), mais si on ne considère que les femelles du genre *Anopheles*, on en trouve plus à des altitudes plus élevées (estimation ± sd : -2,49 ± 0,43, χ^2 = 61,55, df = 1, *p-valeur* < 0,0001) (Tableau 2-4 et 2-5).

Tableau 2-5 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de l'altitude du site et résultat du t-test.

Moustiques	Basse altitude	Haute altitude	*p-valeur*
♂♀	4,48 (N = 1277)	3,20 (N = 923)	0,020*
♀	3,70 (N = 1055)	2,34 (N = 673)	0,004**
♀ *Anopheles*	0,02 (N = 6)	0,25 (N = 73)	<0,001***

En gris, les endroits où un nombre significativement plus élevé de moustiques a été trouvé.

Les espèces d'arbres ont un impact sur le nombre de moustiques, de femelles et d'anophèles trouvés dans les pièges (Tableau 2-4). Plus précisément, les moustiques mâles et femelles ont été trouvés en plus grand nombre dans les deux espèces d'arbres abondants *Celtis africana* et *Neoboutonia macrocalyx*, et dans les deux espèces d'arbres-nids *Strombosia scheffleri, Diospyros abyssinica*. Quant aux anophèles femelles, elles ont été capturées plus fréquemment dans les arbres *Celtis africana* et *Diospyros abyssinica* (Tableau 2-6).

Tableau 2-6 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de l'espèce d'arbre où le piège a été posé et résultat de l'anova.

Moustiques	Espèces d'arbres abondantes			Espèces d'arbres - nids			*p-valeur*
	C. af	C. al	N. ma	C. go	D.ab	S.sc	
♂♀	6,67 (N = 640)	2,72 (N = 259)	4,00 (N = 380)	2,03 (N = 195)	3,69 (N = 351)	3,91 (N = 375)	<0,001***
♀	5,72 (N = 549)	2,23 (N = 212)	2,71 (N = 257)	1,63 (N = 156)	2,72 (N = 258)	3,08 (N = 296)	<0,001***
♀ *Anopheles*	0,34 (N = 33)	0,05 (N = 5)	0,13 (N = 12)	0,01 (N = 1)	0,21 (N = 20)	0,08 (N = 8)	0,002**

En gris, les endroits où un nombre significativement plus élevé de moustiques a été trouvé. C.af : Celtis africana ; C.al : Chrysophyllym albidum ; N.ma : Neoboutonia macrocalyx ; C.go : Celtis gomphophylla ; D.ab : Diospyros abyssinica ; S.sc : Strombosia scheffleri.

Globalement, il y a plus de moustiques mâles, femelles et anophèles femelles au niveau du sol par rapport à la hauteur du nid (moustiques, estimation ± sd : 0,98 ± 0,05, χ^2 = 467,91, df = 1, *p-valeur* < 0,0001 ; femelles, estimation ± sd : 1,23 ± 0,06, χ^2 = 547,65, df = 1, *p-valeur* <

0,0001 ; anophèles, estimation ± sd : 1,02 ± 0,25, χ^2 = 18,00, df = 1, *p-valeur* < 0,0001) (Tableau 2-4 et 2-7).

Tableau 2-7 Nombre moyen de moustiques collectés en fonction de la hauteur du piège et résultat du t-test.

Moustiques	Sol	Hauteur de nid	*p-valeur*
♂♀	5,57 (N = 1603)	2,09 (N = 597)	<0,001***
♀	4,66 (N = 1341)	1,36 (N = 387)	<0,001***
♀ *Anopheles*	0,20 (N = 58)	0,07 (N = 21)	0,01*

En gris, les endroits où un nombre significativement plus élevé de moustiques a été trouvé.

Discussion et perspectives

Dans cette étude conduite pendant 72 nuits réparties sur 6 mois, sur les 2200 moustiques collectés, 1728 sont des femelles dont 79 des anophèles femelles, représentées en quasi-totalité par une seule espèce *An. implexus.* Une *An. ziemanni* a été capturée. Nous n'observons pas de différence dans le nombre de moustiques capturés entre la saison des pluies et la saison sèche. Cependant, à l'échelle d'une nuit de capture, plus la température et l'humidité relative de la nuit sont élevées, plus les moustiques mâles et femelles en général sont présents sauf pour les anophèles femelles pour lesquelles aucune différence significative n'est observée. Plus la lumière de la lune est importante et moins on capture d'anophèles femelles et de moustiques en général. En ce qui concerne l'altitude, nous trouvons plus de moustiques en général sur les sites de basse altitude, sauf pour les anophèles femelles qui sont plus nombreuses sur les sites de haute altitude. Sur un même site, la répartition verticale des moustiques montre qu'il y a plus de moustiques (mâles, femelles et anophèles) au sol par rapport à la hauteur moyenne de nid. Enfin, l'espèce d'arbre où sont placés les pièges joue également un rôle : on trouve généralement plus de moustiques dans les pièges placés dans les espèces d'arbres abondantes que dans les espèces d'arbres choisies par les chimpanzés pour construire leurs nids, sauf pour les anophèles femelles pour lesquelles le nombre n'est pas significativement différent entre les deux types d'arbres.

Chez les 450 espèces d'anophèles répertoriées, il est estimé que seulement une soixantaine peuvent transmettre le paludisme (Cohuet et al., 2010). A Sebitoli, l'espèce d'anophèle femelle la plus collectée est *An. implexus* qui est une espèce principalement forestière, active de jour comme de nuit (McCrae et al., 1976) et qui ne semble pas être un vecteur commun du paludisme (Krief et al., 2012) alors que la seule autre espèce collectée est

un individu *An. ziemanni* qui pourrait être vecteur du paludisme dans certaines régions (Kamau et al., 2006; Tabue et al., 2014). Ainsi, la faune présente à Sebitoli semble être face à un risque faible d'exposition au paludisme. Le nombre et la diversité des anophèles collectées dans cette étude sont faibles par rapport à une étude similaire qui avait eu lieu 15-20 kilomètres plus au sud dans le même parc. En effet, Krief et ses collègues (2012) avaient identifié dix espèces d'anophèles (*An. implexus, An. vinkei, An. demeilloni, An. ziemani, An. paludis, An. squamosus, An. harperi, An. obscurus* et *An. marshallii)* collectées avec 300 pièges pendant 151 nuits (saison sèche et saison des pluies) à Kanyawara, et trois espèces (*An. implexus, An. vinkei* et *An. demeilloni*) collectées avec 83 pièges pendant 43 nuits (saison sèche) à Kanyanchu. De même, l'abondance relative de moustiques femelles anophèles (nombre d'individus par pièges) est bien plus faible à Sebitoli (0,14) qu'à Kanyanchu (0,66) et Kanyawara (1,23). *An. implexus* est l'espèce d'anophèles la plus fréquemment capturée sur ces deux sites et à Sebitoli. Cependant, on observe déjà une variabilité d'espèces entre ces deux sites du parc national de Kibale, ainsi Sebitoli dans le même parc peut aussi avoir une diversité de moustiques différente des deux autres sites. D'autre part, les différences d'espèces peuvent aussi s'expliquer non seulement par la distance géographique, mais aussi par la distance temporelle puisque notre étude et celle de Krief et ses collègues sont séparées par une décennie. Or, une autre étude avait déjà observé des différences dans la diversité des moustiques au même endroit après 10 ans (Nummelin & Zilihona, 2004). Ainsi il est difficile d'élucider si cette faible représentation des moustiques anophèles est caractéristique de Sebitoli et/ou si un changement dans la région ces dernières années aurait pu impacter la diversité des moustiques. D'autre part, il est intéressant de noter que l'abondance des moustiques en général est beaucoup plus forte à Sebitoli (3,82) que sur les sites de Kanyawara (1,56) et Kanyanchu (1,11).

L'absence de différence dans le nombre global de moustiques entre les saisons n'exclut pas des différences au niveau des espèces même si ce n'est pas le cas pour *An. implexus* dans notre étude. Ceci peut s'expliquer parce que le nombre d'individus de cette espèce n'est pas affecté par les précipitations (McCrae et al., 1976). Ainsi les chimpanzés de Sebitoli semblent être exposés à un nombre équivalent de moustiques la nuit quel que soit la saison.

Dans la zone étudiée, une température et une humidité relative nocturnes plus élevées augmentent la probabilité de collecter des moustiques en général, des résultats cohérents avec la littérature sur ce sujet (Karki et al., 2016; Lumsden, 1952; Provost, 1973). Toutefois, à l'échelle des anophèles femelles, nous ne trouvons pas d'effet significatif de ces deux variables. Ce résultat est en accord avec une étude de cinq ans menée dans la forêt de Zika, en Ouganda

qui avait conclu à l'absence d'un effet de l'humidité relative ou de la température sur *An. implexus* (McCrae et al., 1976). Ainsi, lors de nuits plus chaudes et humides, les chimpanzés sont susceptibles de rencontrer plus de moustiques en général mais pas plus d'anophèles femelles.

En parallèle, la luminosité de la lune influence négativement le nombre de moustiques (mâles, femelles et anophèles) collectés, un effet qui peut être lié au type de pièges que nous avons utilisés. En effet, les études utilisant aussi des pièges lumineux capturent moins de moustiques les nuits de pleine lune que pendant les nuits sans lune (Miller et al., 1970; Rubio-Palis, 1992; Singh et al., 1996), tandis que les études utilisant d'autres types de pièges montrent un effet positif de la lune (Bidlingmayer, 1964; Brant et al., 2016; Charlwood et al., 1986). Cependant, le type de piège n'explique pas l'ensemble des effets trouvés chez tous les moustiques, puisque *An. implexus*, a une activité corrélée positivement à la luminosité de la lune dans une étude n'utilisant pas de pièges lumineux (McCrae et al., 1976). Un résultat contradictoire avec celui que nous avons trouvé, ce qui peut être dû au fait que notre étude repose sur un faible nombre d'*An implexu*s. A Sebitoli, les chimpanzés pourraient donc avoir moins de chance de rencontrer des moustiques les nuits proches de la pleine lune.

L'effet négatif de l'altitude sur l'abondance des moustiques est identifiable dans cette étude même avec une amplitude de variation de 50 m par rapport à d'autres études qui ont observé un phénomène similaire avec des variations de plusieurs centaines de mètres (Adungo, 1993; Shililu et al., 2003). Dans le cas de Sebitoli, la faible altitude est aussi liée à une distance plus proche d'un point d'eau. En effet, dans la majorité des vallées, il y a une rivières ou un marécage, des lieux favorables au développement des œufs de moustiques (Lumsden, 1952). Cependant, à l'échelle de l'espèce *An. implexus*, les individus se retrouvent en plus grand nombre sur les sites d'altitude plus élevée. L'effet de l'altitude n'a pas été décrit encore pour cette espèce, mais notre étude n'est que préliminaire et des résultats complémentaires seront nécessaires pour confirmer un effet positif de l'altitude sur cette espèce. Pour les chimpanzés, se positionner à des sites d'altitudes plus élevées peut diminuer le risque d'être piqués par des moustiques femelles en général, mais peut augmenter leur chance pour *An. implexus*.

Dans les études précédentes (Brant et al., 2016; Haddow et al., 1947), davantage de moustiques (mâles, femelles et anophèles) sont collectés au niveau du sol qu'au niveau de la canopée, différence qu'on retrouve entre les deux niveaux de piégeage (2m et 12m) dans notre étude. Bien que certaines espèces d'anophèles soient plus nombreuses dans la canopée forestière (Lourenço-de-Oliveira & Luz, 1996; Makanga et al., 2016), d'autres sont moins nombreuses au niveau du sol qu'à la hauteur du nid des chimpanzés (Krief et al., 2012) comme dans notre

étude. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse que les chimpanzés pourraient construire leurs nids en hauteur pour éviter les moustiques.

Cette étude est la première à étudier les espèces d'arbres où les pièges sont installés. Nous trouvons des différences significatives entre les espèces d'arbres, certaines ayant plus de moustiques (mâles, femelles et anophèles) dans leurs pièges. Il est possible que certaines espèces d'arbres aient des odeurs agissant comme répulsives envers les moustiques en général, avec plus ou moins d'efficacité contre certaines espèces. Dans l'ensemble, moins de moustiques sont trouvés dans les espèces d'arbres utilisés par les chimpanzés pour faire leurs nids comparés à des espèces d'arbres non utilisées et pourtant abondantes dans l'habitat. Ainsi cette étude va dans le sens que les chimpanzés puissent choisir de construire leurs nids dans certaines espèces d'arbres pour leurs possibles propriétés répulsives. Cependant, pour vérifier cette hypothèse, il faudrait mimer le comportement des chimpanzés fabriquant leur nid (froisser des feuilles et casser des branches) pour que se dégagent des composés aromatiques. De plus, les résultats sont préliminaires puisque seulement deux individus pour chaque espèce d'arbre sont étudiés et donc les résultats observés pourraient être dus à des effets de site non mesurés et non à l'espèce de l'arbre.

Les autres biais potentiels de notre étude reposent sur (i) le type de piège utilisé, puisque chaque type de piège peut attirer et capturer une diversité et une abondance d'espèces de moustiques différentes (Burkett et al., 2001; Chen et al., 2011; Cooper et al., 2004; Munhenga et al., 2014) ; (ii) la vitesse du vent pendant la nuit, qui n'a pas pu être mesurée comme prévu initialement et qui a pu affecter notre collecte, puisque les captures par piège sont généralement inversement liées aux vents, même les plus faibles (Bidlingmayer et al., 1995).

En conclusion, la répartition des moustiques dans l'habitat de Sebitoli n'est pas saisonnière, mais semble dépendre de certains facteurs microclimatiques. Ainsi, le risque d'être piqué n'est pas le même sur l'ensemble du territoire (altitude, hauteur et espèces d'arbres) et varie avec les conditions météorologiques de la nuit (température, humidité et lune). Selon toute vraisemblance, les chimpanzés pourraient éviter les piqûres des moustiques femelles en général, et pas spécifiquement celles des quelques anophèles femelles. Pour ce faire, ils peuvent construire des nids plus hauts dans les arbres, dans certaines espèces d'arbres et à des altitudes plus élevées. D'autres recherches sont nécessaires pour confirmer certains de nos premiers résultats avec une période de collecte plus longue et un plus grand nombre d'arbres sur différents sites de collecte. Il serait également intéressant d'identifier les éventuels agents pathogènes qui

existent dans les moustiques femelles présents dans la zone afin d'évaluer le risque qu'ils peuvent représenter pour les chimpanzés.

Dans le paragraphe suivant, nous traiterons plus en profondeur du potentiel risque que les tiques représentent à Sebitoli.

II) Article : Diversity of ticks and tick-borne pathogens in Ugandan chimpanzee habitat

Camille Lacroux [1,2,3,4], Rachid Koual [5], Marie Buysse [5], Sarah Bonnet [6], Sabine Rakotobe [6], Nil Rahola [5], John-Paul Okimat [2], Edward Asalu [7], Emmanuelle Pouydebat [3], Sabrina Krief [1,2*], Olivier Duron [5*]

[1] UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75116 Paris, France

[2] Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

[3] UMR 7179 CNRS/MNHN, Mécanismes Adaptatifs et Evolution, Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231, Paris, France

[4] La Phocéenne de Cosmétique, ZA Les Roquassiers, 174 Rue de la Forge, 13300 Salon-de-Provence, France

[5] UMR 224 IRD, Maladies Infectieuses et Vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution et Contrôle, Institut de Recherche et Développement, 911 avenue Agropolis, 34394 Cedex 5, France

[6] UMR 956 INRA-ANSES-ENVA, Biologie Moléculaire et Immunologie Parasitaires, Ecole nationale vétérinaire d'Alfort, 7 avenue du Général de Gaulle, 94700, Maisons-Alfort, France

[7] Uganda Wildlife Authority, Kibale National Park, Uganda

Il s'agit d'un travail en cours. Des travaux supplémentaires sont nécessaires (références suivant le format du journal International Journal of Parasitology).

Résumé

Les tiques et les agents pathogènes transmis par les tiques peuvent avoir un impact important sur la santé humaine et animale. En Afrique, les études se sont principalement concentrées sur les tiques chez les animaux d'élevage, mais peu d'entre elles ont porté sur les habitats et la faune sauvages, comme le chimpanzé, espèce menacée. Dans cette étude, nous avons inventorié les tiques dans l'habitat forestier d'une communauté de 100 chimpanzés vivant dans le parc national de Kibale, dans l'ouest de l'Ouganda, et évalué comment leur présence et leur abondance sont influencées par certains facteurs environnementaux. Nous avons utilisé des méthodes non invasives de marquage de la végétation et de recherche visuelle de tiques sur les membres de l'équipe et dans les nids de chimpanzés. Nous avons identifié les tiques adultes et nymphes grâce à leurs caractéristiques morphologiques. Ensuite, nous avons utilisé des techniques moléculaires pour détecter et identifier les piroplasmes transmis par les tiques et les agents pathogènes bactériens (*Borrelia, Cryptoplasma, Ehrlichia*, et *Rickettsia*). Un total de 470 tiques a été collecté, ce qui a permis d'identifier sept espèces de tiques appartenant à quatre genres : *Haemaphysalis parmata* (68,77%), *Amblyomma tholloni* (20,70%), *Ixodes rasus* s.l. (7,37%), *Rhipicephalus dux* (1,40%), *Haemaphysalis punctaleachi* (0,70%), *Ixodes muniensis* (0,70%) et *Amblyomma paulopunctatum* (0,35%). L'examen moléculaire a révélé la présence d'au moins six agents pathogènes identifiés au niveau du genre, transmis par les tiques. Pour la première fois, grâce à la collecte dans les nids des chimpanzés, nous avons découvert qu'ils sont des hôtes probables de *A. tholloni*, ce qui les expose à un risque élevé d'infection par des agents pathogènes *Rickettsia*. Globalement, le risque de rencontrer des tiques et donc les micro-organismes potentiellement pathogènes qu'elles portent semble être influencé par la température et le type de végétation mais pas par l'humidité relative. En conclusion, cette étude a révélé la présence d'agents pathogènes transmis par les tiques et a mis en évidence le risque élevé de transmission d'agents pathogènes aux chimpanzés sauvages. Les résultats ont permis d'améliorer notre compréhension des tiques dans l'habitat de la faune sauvage.

Abstract

Ticks and tick-borne pathogens can have a significant impact on human and animal health. In Africa, however, much research emphasis on ticks has been put on domestic animals. Little is known about ticks and their pathogens in wild habitats and fauna. In this study, we inventoried ticks in the forested habitat of a community of 100 chimpanzees living in Kibale National Park, Western Uganda, and assessed how their presence and abundance are influenced by selected environmental factors. We used non-invasive methods of flagging the vegetation, and visual search of ticks both on human team members and in chimpanzee nests. We identified adult and nymph ticks through morphological features. Then, molecular techniques were used to detect and identify tick-borne piroplasmids (*Babesia* sp. and *Theileria* sp.) and bacterial pathogens (*Borrelia* sp., *Cryptoplasma* sp., *Ehrlichia* sp., and *Rickettsia* sp.). A total of 470 ticks were collected which led to the identification of seven tick species from four genera: *Haemaphysalis parmata* (68.77%), *Amblyomma tholloni* (20.70%), *Ixodes rasus* s.l. (7.37%), *Rhipicephalus dux* (1.40%), *Haemaphysalis punctaleachi* (0.70%), *Ixodes muniensis* (0.70%) and *Amblyomma paulopunctatum* (0.35%). Molecular detection revealed the presence of at least six genera of tick-borne pathogens. *A. tholloni*, a vector of *Rickettsia* pathogens, was found in one chimpanzee nest. The presence of ticks, irrespective of species, was influenced by temperature and type of vegetation but not by relative humidity. In conclusion, this study revealed the diversity of ticks and tick-borne pathogens in a Ugandan wildlife habitat but their potential effect to animal health remains to be elucidated.

Key words: flagging method, bacterial metabarcoding, piroplasmid, apes, *Amblyomma*, *Rickettsia*

Introduction

In tropical zone, most efforts are being placed to understand the impacts of ticks and tick-borne pathogens on the health of humans (Dantas-Torres & Otranto, 2013; De La Fuente et al., 2008; Nakao et al., 2013; Socolovschi et al., 2007) and domestic animals because of the economic losses associated (Ahmed et al., 2007; Kaiser et al., 1982, 1991; Mekonnen et al., 1992; Nyangiwe et al., 2018; Okello-Onen et al., 1999; Vudriko et al., 2016; A. R. Walker et al., 2003). In Africa, a great diversity of ticks is present and some species are potential carriers of tick-borne pathogens of major importance. For instance, *Amblyomma* species a vector of *Rickettsia africae* and *Rhipicephalus appendiculatus*, a vector of *Theileria parva*, are causes of the African bite fever and East Coast fever, respectively, a huge hurdle to the development of the livestock industry (Cumming, 2000; Dantas-Torres & Otranto, 2013; Hotez & Kamath, 2009; Jongejan & Uilenberg, 2004). In parallel, ticks are known to feed on a large variety of vertebrate hosts including mammals, birds, reptiles and amphibians but few researches have been performed on wild animals (Hasle et al., 2009; Horak et al., 2007; Sylla et al., 2018; J. B. Walker, 1991; Yessinou et al., 2022) since the first inventories (Aeschlimann, 1967; Bequaert, 1930; George & Nuttall, 1916; Hoogstraal & Theiler, 1959; Morel, 1978; Theiler, 1947; Theiler & Salisbury, 1959).

The chimpanzee (*Pan troglodytes*) population has been estimated at around 345,000 individuals in four sub-species across 21 countries (Humle et al., 2016). According to the IUCN red list (2016), our closest relative is an endangered species threatened with extinction in the near future, so understanding the factors affecting its health demands urgent attention. With the exception of three studies that reported tick infestation in the nostrils of chimpanzees and primatologists working in the Ugandan forest (Aronsen & Robbins, 2008; Hamer et al., 2013; Walton, 1960), little is known about the risks they may pose to the chimpanzee health, as well as regarding their implication for human beings living or working in close proximity of ape habitats. Wild chimpanzees are protected by strict guidelines designed for their conservation, and to avoid any risk of disease transmission, all observations must be made from a distance (Williamson & Macfie, 2014). Invasive blood sampling and search for ectoparasites on their body, are impossible and alternative methods should be used.

Chimpanzees, like other primates, have protective methods to remove their ectoparasites like ticks. This behavior, so called “grooming”, is common in primates and some individuals invest as much as a fifth of their time grooming (Kawanaka, 1989). A chimpanzee can practice self-

groom or allo-grooming. Mutual grooming which is part of affiliative relationships to reduce tension and aggression between individuals (Lehmann et al., 2007; Shutt et al., 2007). A more direct aspect of allo-grooming is the altruistic hygienic function (Akinyi et al., 2013; Tanaka & Takefushi, 1993). The presence of hematophagous ectoparasites such ticks can affect the body condition and fitness of individuals, thereby the population health (Brain & Bohrmann, 1992; Koyama et al., 2008). In addition, these ectoparasites can also be vectors of pathogens that may also impact chimpanzee health, but no studies have yet been done on this. In other non-human primates, Kyasanur forest disease, a tick-borne disease, is responsible for many fatal cases in India.

Host-seeking ticks position themselves on vegetation to detect hosts with their Haller's organ by their shadow, body heat, odor, and vibrations caused by their movement (Süss et al., 2008). Searching for ticks in vegetation is therefore a good way to catch questing ticks in wild habitat, in the lest invasive method possible. Interestingly, every evening, like all apes, weaned chimpanzees build a 'nest' by bending branches of a tree in which they will spend the night (Fruth et al., 2018). Exploring the nests just after the chimpanzees have left them could be a complementary opportunity to collect ticks to which the chimpanzees are exposed: non-questing ticks present in the vegetation or ticks from the chimpanzee.

A variety of biotic and abiotic factors are known to affect the development and survival rates of ticks. Indeed, their abundances are known to vary over time, both seasonally and annually, and spatially between habitats and ecological zones, due to the interactions of numerous factors, such as host diversity, changing vegetation structure and climate (Estrada-Peña, 2008; Medlock et al., 2013; Randolph et al., 2002; Tack et al., 2012). In addition, their host-seeking activity appears to be closely related to air temperature and relative humidity of the day (Hubálek et al., 2003).

In this study, we assessed the presence of ticks and tick-borne pathogens in the habitat of wild chimpanzees in western Uganda where domestic animals are banned. First, we collected ticks using non-invasive methods over six months and identified them. We determined how tick through collection, are influenced by season, vegetation type, temperature and humidity of the day. Second, we used molecular techniques to detect tick-borne piroplasmids and bacterial pathogens and compared them with known pathogens through phylogenetic analyses for their identification.

Materials and methods

Study site

Our study took place in the Sebitoli area located at the extreme North part of the Kibale National Park in Western Uganda (795 km², 0°13'-0°41'N and 30°19'-30°32'E1; (Chapman & Lambert, 2000)). This Park is composed of a mid-altitude forest with high plant and animal diversity with primates, elephants, ungulates and reptiles (Treves et al., 2010). The weather of this equatorial area is composed of two rainy (from March to May and September to November) and two dry seasons (from December to February and June to August) (Chapman et al., 1999). The Sebitoli protected area is surrounded by many agricultural parcels such as small farms with some domestic animals (chickens, goats, few cows, dogs and cats), food crops, tea and eucalyptus plantations. The forest is composed of 70% secondary forest, 14% mature forest, 14% terrestrial herbaceous vegetation and 1% patchy shrub/wetland vegetation (Bortolamiol et al., 2014). Since 2009, the Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) team started a habituation process and monitors daily a chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) community that counts around 100 individuals, with 66 identified. A tarmac road cuts the 25 km² community home-range (Bortolamiol et al., 2013, 2014; Cibot, Bortolamiol, et al., 2015).

Sampling design and collection of ticks

Four types of methods were used (1) flagging method at 'vegetation sites': a 50 cm x 50 cm white cotton flag was swept from side to side parallel to the ground over vegetation or ground litter in front of the collector in a 2 m x 1 m sampling site. In each vegetation site, four 2 m x 1 m sampling sites by cardinal points at 3 m apart and another four sampling sites at 10 m apart from a randomly selected central point were analyzed. Eight vegetation sites were distributed in the chimpanzee habitat and representing the different types of vegetation present in the Sebitoli area (mature forest, secondary forest, terrestrial herbaceous vegetation and trail) (Figure 2-4). Each site was systematically visited every week between 26 September 2019 and 21 March 2020 (i.e. 47 days of collection). To ensure consistency, two to three of the same collectors were assigned to this task and spent two minutes per sampling site.

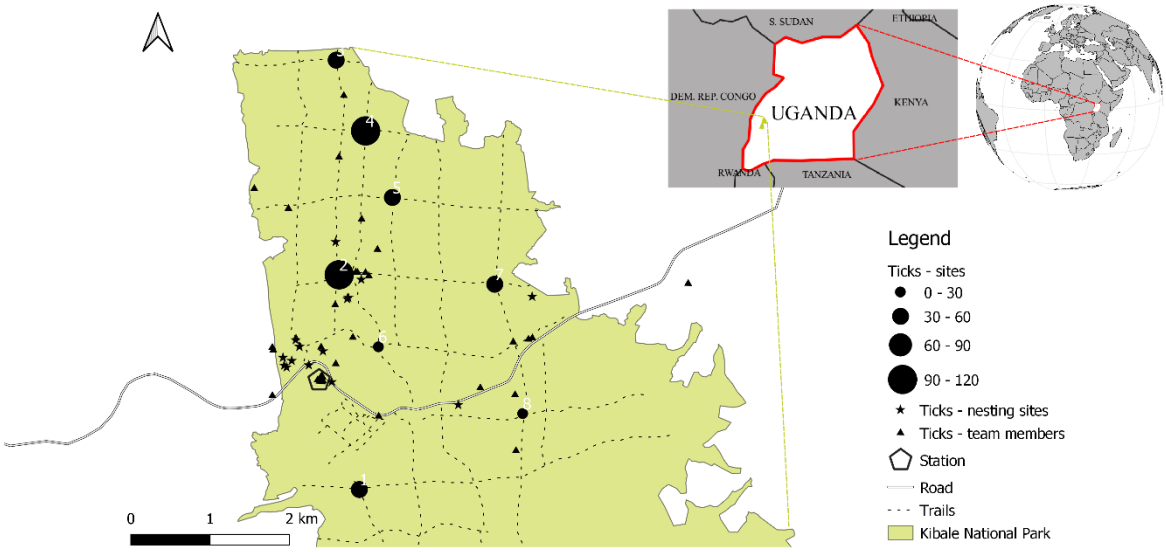
(2) chimpanzee nest visual search: between 09 September 2019 to 21 November 2019, a total of 18 chimpanzee nests were searched for the presence of ticks. Only nests below 15 m high were climbed for security reasons. They were investigated by "visual search" to look for ticks present in the dense foliage within three hours after the chimpanzee departure.

(3) flagging method at the nesting sites: the same flagging method was applied at nesting sites around the nesting tree in the morning after a chimpanzee has slept in it (Figure 2-4). The central point was the base of the trunk of the nesting tree.

(4) fixed and non-fixed ticks were also taken from the body, the clothing or bags of the research team members during the study between 09 September 2019 to 21 November 2019 (Figure 2-4).

The temperature and the relative humidity of the day of collect were obtained from the POWER Project (https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/ on 2022/06/15).

Figure 2-4 Ticks collections across the Sebitoli chimpanzee habitat with the total number of ticks collected weekly in the eight studied sites, ticks collected at nesting sites and on team members.



Tick storage and identification

As soon as collected, ticks were preserved in a 70% ethanol solution. A taxonomically identification was done following the identification's keys of Ugandan ticks written by Matthysse and Colbo (1987) and Walker and his colleagues (2003) with some clarifications for the genus *Haemaphysalis* (Hoogstraal & El Kammah, 1972; Horak, 1972). Representative individuals were photographed by image stacking with a Leica Z16 APO-A macroscope.

Detection of tick-borne pathogens

Ticks (collected only before the 16th January 2020 due to technical reasons related to COVID outbreak) were used to further investigations. Ticks at adult and nymphal stages were processed individually, larvae were excluded.

To avoid external cuticular microbial contaminants, ticks were processed with commercial bleach diluted at 1% for 30 s and then rinsed for 1 min in three successive baths of DNA-free water following a published protocol (Binetruy et al., 2019). For each tick specimen, total DNA was extracted from whole crushed body using a genomic DNA extraction kit according to the manufacturer's instructions (DNeasy Blood and Tissue extraction kit, Qiagen, Hilden, Germany). Each individual DNA extract was then tested for the presence of piroplasmid and bacterial pathogens using distinct protocols.

To detect tick-borne piroplasmids, each individual DNA extract was tested by semi-nested polymerase chain reaction (PCR) by amplifying a 437-479 bp fragment of the 18S rRNA gene using piroplasmid specific primers (listed in Table S1). Positive (DNA of a Babesia-infected tick) and negative (sterile water) controls were included in each PCR assay. All positive PCR products were purified and sequenced in both directions, then chromatograms were manually cleaned with CHROMAS LITE (http://www.technelysium.com.au/chromas_lite.html) to ensure that the record represented a true positive and not a PCR artefact or related piroplasmid.

To detect tick-borne bacterial pathogens, we conducted a bacterial metabarcoding approach in order to screen efficiently all specimens and then to identify individuals carrying bacterial genera of medical and veterinary interests for further analyses. To this aim, a 251-bp portion of the V4 variable region of the bacterial 16S rRNA gene was then amplified individually for each individual DNA extract using a Multiplex PCR Kit (Qiagen, Hilden, Germany), as described by Binetruy et al. (2019). Amplified bacterial 16S rDNA products were individually tagged with a unique 35-base barcode using the Nextera Index Kit (Illumina, San Diego, CA, USA), were purified, and sequenced on an Illumina MiSeq platform (GenSeq, Montpellier University). All bioinformatic analyses were conducted using the pipeline FROGS (https://github.com/geraldinepascal/FROGS) mainly as follows by Binetruy and al. (2019), taking account that the clustering was here performed with an aggregation distance value of 3 and the sequences' clusters were clustered together with a minimum identity value of 96% to define OTUs. To eliminate the possibility of contamination, we included ten DNA extraction controls and three amplification controls representatives of the different pins, sterile water, buffers, and kits used. To treat contaminants' OTUs, if the count of an OTU in the sum of controls was superior to 50% of its count in the sum of samples, the OTU was removed. We obtained an average number of 19,053 bacterial 16S rDNA reads per tick specimen. According to the obtained abundance file and OTU assignation, a random subset of DNA templates for

which reads of bacteria of potential interest was further used for additional molecular typing and refined bacterial identification. These tick-borne bacteria, including *Rickettsia* sp., *Borrelia* sp., *Ehrlichia* sp., and *Cryptoplasma* sp., were each genotyped using specific semi-nested PCR assays (Table S1). To prevent possible contamination, different parts of this process were physically separated from one another, in entirely separate rooms.

Sequence alignments were performed using CLUSTALW (Chenna et al., 2003), implemented in the MEGA7 software (Kumar et al., 2016). The GBLOCKS program with default parameters was used to remove poorly aligned positions and to obtain unambiguous sequence alignments (Castresana, 2000). The evolutionary models most closely fitting the sequence data were determined using Akaike information criterion with MEGA7 (Kumar et al., 2016). Phylogenetic analyses were based on maximum likelihood (ML) analyses. A ML heuristic search, using a starting tree obtained by neighbor-joining, was conducted, and clade robustness was further assessed by bootstrap analysis using 1000 replicates in MEGA7 (Kumar et al., 2016).

All novel nucleotide sequences were deposited in the GenBank nucleotide database (Accession numbers: *Rickettsia gltA*, pending; *Ehrlichia* 16S rRNA, pending; *Cryptoplasma* 16S rRNA, pending; *Borrelia flaB*, pending; *Babesia* 18S rRNA, pending; *Theileria* 18S rRNA, pending).

Data analysis

The number of ticks, tick species and tick pathogens were determined in each sampling sites. To compare the mean abundance of ticks or their pathogens between seasons, a t-test was performed. Difference between multiple groups like vegetation types were examined using a one-way analysis of variance.

We fitted generalized linear models with a Poisson structure to investigate whether the temperature and the relative humidity of the day and the vegetation type influenced the number of ticks (Dobson & Barnett, 2018; Schielzeth, 2010). Before fitting the model, we tested for overdispersion and multi-collinearity between variables. All continuous variables were scaled with a mean of 0 and standard deviation of 1 (i.e. z-transformation). We confirmed that there were no major internal correlation problems based on the Variance Inflation Factor (VIF) (maximum VIF < 1.31), using the "vif" function from the "car" package (Fox et al., 2012). We assessed the joint effect of the variables by comparing the full model, including the tested predictors as well as the control variables, to the null model, using a likelihood-ratio test (R-function "anova" set to "Chisq" (Dobson & Barnett, 2018)). In case this comparison was

significant, we then tested the singular effect of each variable by comparing the full model deviance and the deviance of a reduced model (Forstmeier & Schielzeth, 2011) excluding the variable of interest one by one, using the "drop1" function (Barr et al., 2013). To account for the multiple testing effect, we kept the false discovery rate at the nominal value of 0.05 (Benjamini et al., 2001). The samples included a total of 1551 points. We visually checked the models' assumption (e.g. homogeneous distribution of residuals vs fitted values), and assessed the models stability using various parameters such as leverage values (0.01), the maximum Cook's distance (0.30), the maximum Dffits (0.79) and the maximum DFBetas (0.73). It indicated no obviously influential cases (Queen et al., 2002). Furthermore, overdispersion was not an issue (2.71).

All statistical analyses were performed in R software, version 3.6.0 (Team, 2019).

Results

Occurrence of tick species

A total of 470 ticks (38 adults, 247 nymphs, and 185 larvae) were collected with the three collection methods. The larvae were not identified and not considered further. For the adults and nymphs, seven species in four genera were recorded: *Haemaphysalis parmata* (68.77%), *Amblyomma tholloni* (20.70%), *Ixodes rasus* s.l. (7.37%), *Rhipicephalus dux* (1.40%), *Haemaphysalis punctaleachi* (0.70%), *Ixodes muniensis* (0.70%) and *Amblyomma paulopunctatum* (0.35%) (Table 2-8). Pictures of individuals from each species are available in Figure S2.

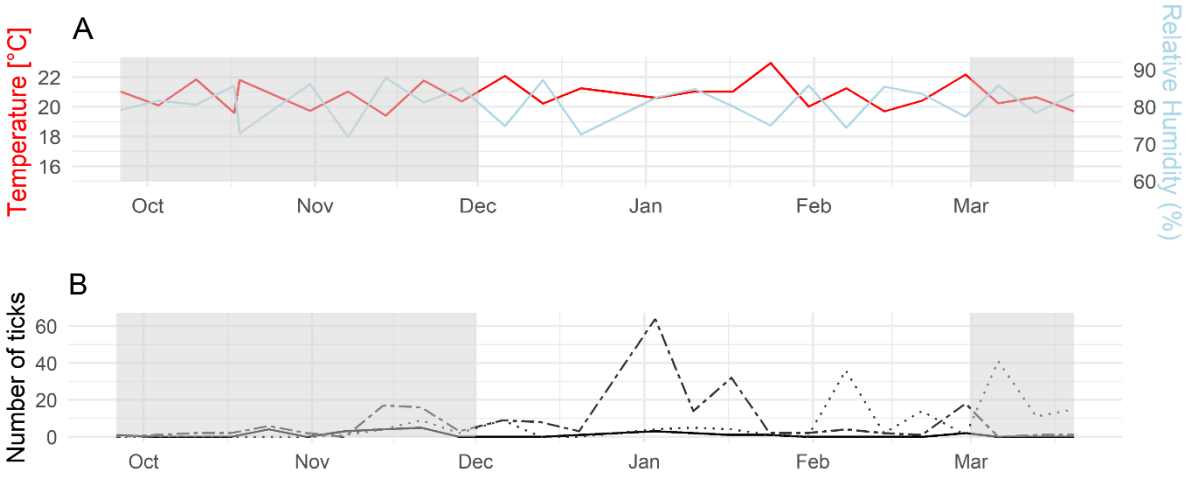
Table 2-8 Number of ticks identified according to their life stage, their sex and the sites of collection.

Species	**Life stage and sex**				**Collection sites**		
	Adult male	**Adult female**	**Nymph**	**Larva**	**Vegetation sites**	**Nesting sites / inside nests**	**Team members**
Amblyomma paulopunctatum Neumann, 1899	1	0	0		0	0 / 0	1
Amblyomma tholloni Neumann, 1899	0	2	57		27	2 / 1	29
Haemaphysalis parmata Neumann, 1905	9	17	170		189	2 / 0	5
Haemaphysalis punctaleachi Camicas, Hoogstraal & El Kammah, 1973	1	1	0		1	0 / 0	1
Ixodes muniensis Arthur & Burrow, 1957	2	0	0		1	0 / 0	1
Ixodes rasus sensu lato (s.l.) Neumann, 1899	0	1	20		18	1 / 0	2
Rhipicephalus dux Dönitz, 1910	2	2	0		1	0 / 0	3
Unidentified				185	159	21 / 0	5
TOTAL	15	23	247	185	396	26 / 1	47

Ticks of different species, life stages, and sexes were collected from several collection sites. One individual of *A. tholloni* was collected directly inside the fresh nest of a chimpanzee. At chimpanzee nesting sites, three species were found: *I. rasus* s.l, *A. tholloni* and *H. parmata*. At the eight vegetation sites across the Sebitoli area, all species were found except *A. paulopunctatum*. Of the team members, all seven species were found (Table 2-8). Most of the ticks collected (84.26 %) were obtain using the flagging method at vegetation sites, while only 5.53% were collected using the flagging method at nesting sites and 0.21% collected inside nests, 10.00% were collected on the body or equipment of team members (Table 2-8).

During three months of weekly tick collections, we found temporal differences in tick numbers. We found more ticks during the dry season than during the rainy season (t-test: t=3.9088, df=1300.4, p-value<0.0001) mostly due by a difference in *Haemaphysalis* spp. abundance (t-test: t=5.125, df=1048.5, p-value<0.0001) as season difference were not significant in other genus (t-test: p-value>0.05). The most predominant tick life stage was nymphs around January, while larvae were found in numbers in February and March (Figure 2-5).

Figure 2-5 Weekly representation of meteorological factors (A) and ticks stage abundance (B) in sites across the Sebitoli chimpanzee project inside the Kibale National Park, Uganda.



Grey area represents the rainy season. B: The plain line represents adults, the dashed line nymphs and the dotted lines larvae.

Tick-borne pathogen identification

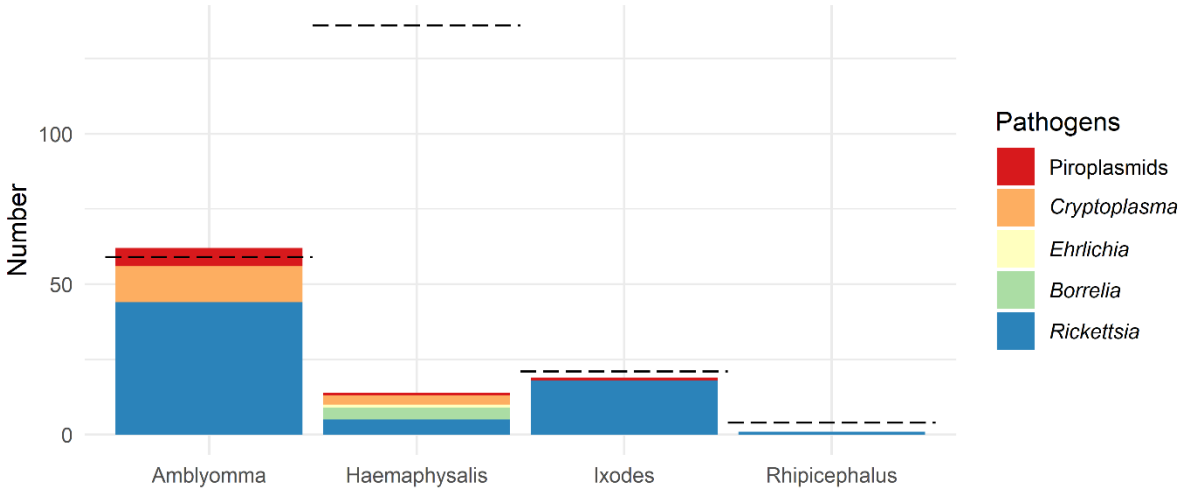
Amongst the piroplasmid tick-borne pathogens, two protozoan genera were detected with semi-nested PCR: *Babesia* sp. and *Theileria* sp. Four additional bacterial genera of human

and veterinary medicine interest were detected via high-throughput 16S rDNA sequencing: *Borrelia* sp, *Cryptoplasma* sp, *Ehrlichia* sp and *Rickettsia* sp.

Out of 220 adults and nymphs, 68 (30.91%) were positive for *Rickettsia* sp. (*A. paulopunctatum*, n=1; *A. tholloni*, n=43; *H. parmata*, n=5; *I. muniensis*, n=1; *I. rasus* s.l., n=17; *Rh. dux*, n=1), 15 (6.81%) for *Cryptoplasma* sp. (*A. tholloni*, n=12; *H. parmata*, n=3), six (2.73%) were positive for *Theileria* sp. (*A. tholloni*, n=6), four (1.82%) for *Borrelia* sp. (*H. parmata*, n=4), two (0.91%) were positive for *Babesia* sp. (*H. parmata*, n=1; *I. muniensis*, n=1) and one (0.45%) for *Ehrilichia* sp. (*H. punctaleachi*, n=1). Out of 59 *Amblyomma* spp., 74.58% were positive to *Rickettsia* sp., 21.42% to *Cryptoplasma*, 10.17% to *Theileria* sp. Out of 136 *Haemaphysalis* spp., 3.68% were positive to *Rickettsia* sp., 2.21% to *Cryptoplasma* sp., 0.74% to *Ehrlichia* sp. and 0.69% to *Babesia* sp. Out of 21 *Ixodes* spp., 85.71% were positive to *Rickettsia* sp. and 4.76% to *Babesia* sp. Finally, out of four *Rhicephalus* spp., 25.00% were positive to *Rickettsia* sp. and none to piroplasmids (Figure 2-6).

Out of 171 adults and nymphs collected at vegetation sites, 30.41% were positive for at least one pathogen. Out of 5 adult and nymphs collected at the nesting site, 40.00% were positive simultaneously to *Rickettsia* sp. and *Cryptoplasma* sp. The nymph of *A. tholloni* collected inside the chimpanzee nest was infected with *Rickettsia* sp. Out of 42 adults and nymphs collected from team members, 64.29% were positive for at least one pathogen.

Figure 2-6 Tick-borne pathogens found in ticks according to their genus.



The dashed line represents the total number of individuals collected. One tick can carry multiple pathogens.

Environmental determinants of tick and pathogens abundance

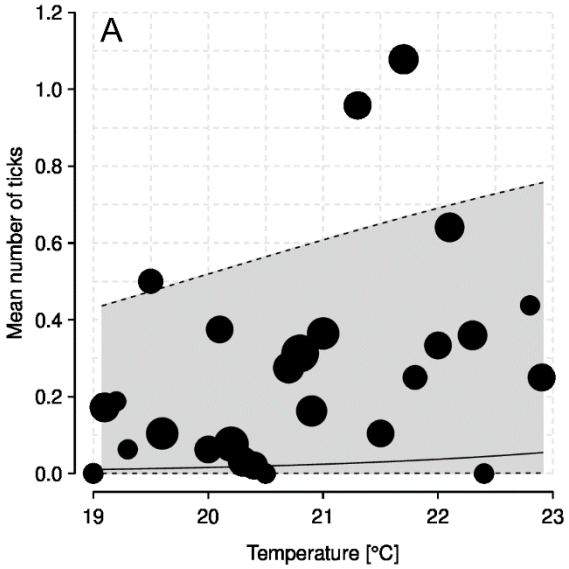
Number of ticks was significantly affected by day time temperature and vegetation type but not the relative humidity (Table 2-9). Tick abundance increased with temperature (Figure 2-7).

Table 2-9 Results of the GLM on the number of all ticks collected.

Term	Estimate	Standard deviation (sd)	Degree of freedom (df)	Statistics value (χ^2)	*p*-value
Ticks model (n=1551)					
Intercept	-24.00	4.43			
Temperature.z	4.16	0.59	1	49.64	< 0.0001 ***
Humidity.z	0.31	0.24	1	1.72	0.1895
Type.vegetation	1.13	0.27	3	31.02	< 0.0001 ***

".z" predictors were z-transformed to a mean of zero and a standard deviation of one. Ticks model: response is the number of ticks collected in a sampling site; Temperature: mean temperature measured in °C from the day of collection; Humidity: the percentage of relative humidity measured in % from the day of collection; TypeVegetation: type of vegetation characterizing the site's square (primary forest, secondary forest, trail or herbaceous vegetation).

Figure 2-7 Influence of temperature [°C] on the mean number of ticks in sites across the Sebitoli chimpanzees habitat.



The black dots represent the average of the raw data. The solid black line represents the model response which depicts the influence of temperature while averaging the effects of all other variables. The gray polygon indicates the 95% confidence interval, borders are represented by the black dashed lines.

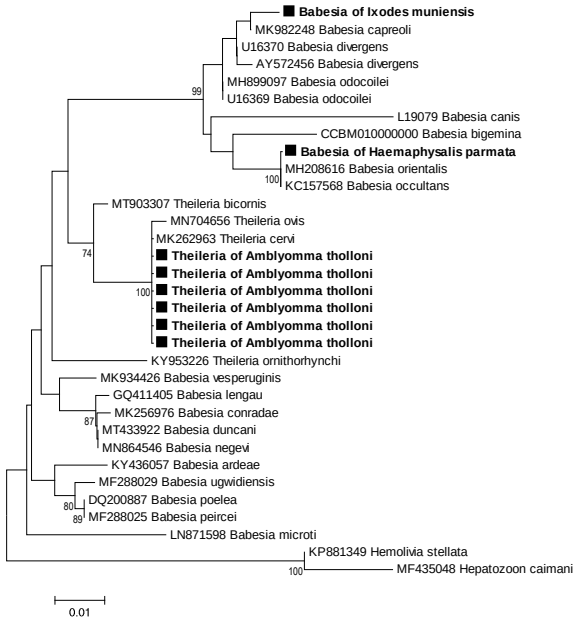
A gradient in ticks according to the vegetation was found, with a mean number of ticks more important in the trail system (0.48), then the herbaceous vegetation outside the trail system

(0.33) and the secondary forest (0.30) and finally less in the primary forest (0.11) (anova, p-value=0.0309). There is a difference in the number of pathogen genera between tick life stages (t-test: t=-2.423, df=62.8, p-value=0.0183), with more pathogen genera found in nymphs compared to adults.

Tick-borne pathogen phylogenetic analysis

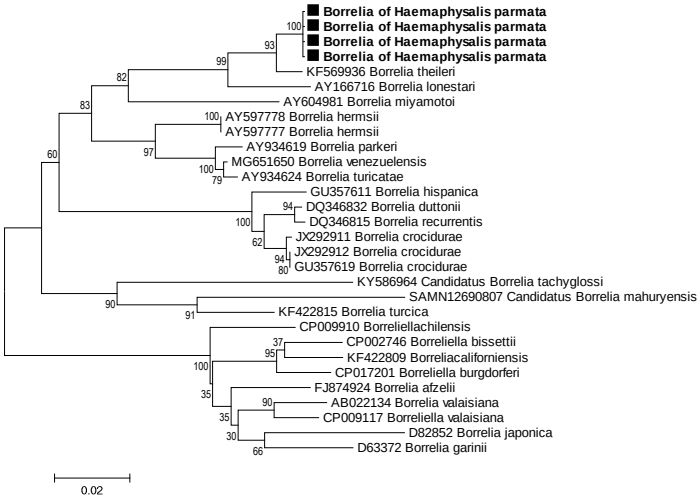
For piroplasmids, examination of 18S rDNA sequences showed that they belong to three distinct clades: the first clade includes the six piroplasmids detected in *A. tholloni* which are closely related to *Theileria cervi* and *T. ovis*; the second clade includes the piroplasmid detected in *I. muniensis* which is closely related to *Babesia capreoli*; the third clade includes the piroplasmid detected in *H. parmata* which is closely related to *B. occultans* and *B. orientalis* (Figure 2-8). For *Borrelia*, examination of *flaB* gene sequences found in *H. parmata* showed that all cluster together and are closely related to a relapsing fever *Borrelia*, *B. theilleri* (Figure 2-9). For *Cryptoplasma* and *Ehrilichia* (they are sister genera belonging to the Anaplasmataceae family), examination of 16S rDNA sequences showed that the *Cryptoplasma* identified in *H. parmata* and *A. tholloni* cluster together with *Cryptoplasma californiense*, while the *Ehrlichia* from *H. punctaleachi* are closely related to *E. shimanensis* (Figure 2-10). For *Rickettsia*, we did not obtain clean *glta* sequences from *H. parmata*, which does not allow us to include them in the phylogenetic analysis. Examination of *glta* gene from sequences obtained from other tick species showed that all the *Rickettsia* found in this study belong to the Spotted Fever group: the *Rickettsia* identified in *A. paulopunctatum* is closely related to *R. slovaca* and *R. parkeri*, the *Rickettsia* from *Rh. dux* to *R. rhipicephali*, the *Rickettsia* from *Ixodes muniensis*, *Ixodes rasus* s.l. and *A. tholloni* to *R. raoulti*, although all are slightly different to these known species (Figure 2-11).

Figure 2-8 Piroplasmid phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on 18S rDNA nucleotide sequences (350 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Babesia*, *Theileria*, *Hemolivia* and *Hepatozoon* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree).



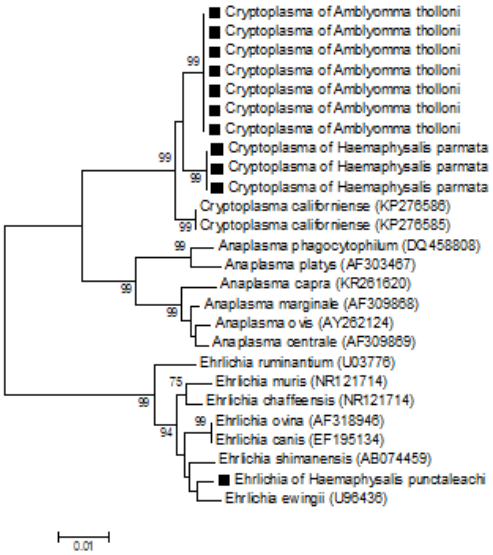
Branch numbers indicate percentage bootstrap support (1,000 replicates). Only bootstrap supports >70% are shown. The scale bar is in units of substitution/site. Black squares indicate piroplasmid sequences obtained in this study.

Figure 2-9 *Borrelia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on *flaB* nucleotide sequences (438 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Borrelia* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree).



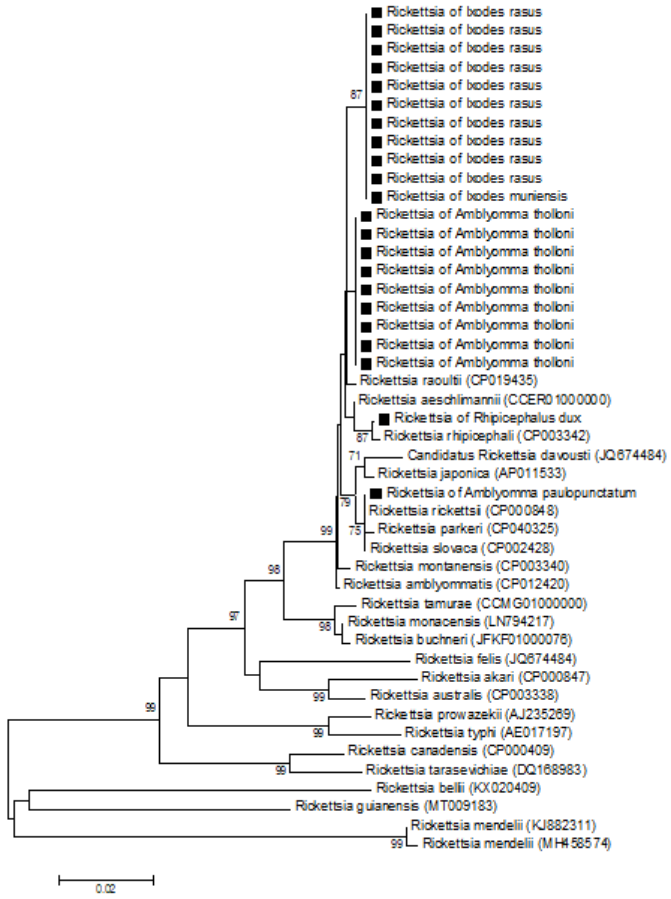
Branch numbers indicate percentage bootstrap support (1,000 replicates). Only bootstrap supports >70% are shown. The scale bar is in units of substitution/site. Black squares indicate Borrelia sequences obtained in this study.

Figure 2-10 *Cryptoplasma* and *Ehrilichia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on 16S rDNA nucleotide sequences (1148 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: K2+G), including representative *Cryptoplasma*, *Ehrilichia*, *Anaplasma* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree).



Branch numbers indicate percentage bootstrap support (1,000 replicates). Only bootstrap supports >70% are shown. The scale bar is in units of substitution/site. Black squares indicate Cryptoplasma and Ehrilichia sequences obtained in this study.

Figure 2-11 *Rickettsia* phylogenetic tree constructed using maximum-likelihood (ML) estimations based on *glta* nucleotide sequences (589 unambiguously aligned bp; best-fit approximation for the evolutionary model: T92+G), including representative *Rickettsia* species (their GenBank accession numbers are indicated on the tree).



Branch numbers indicate percentage bootstrap support (1,000 replicates). Only bootstrap supports >70% are shown. The scale bar is in units of substitution/site. Black squares indicate Rickettsia sequences obtained in this study.

Discussion

In this survey, 470 ticks were collected from the natural habitat of a wild chimpanzee community living in 25 km^2 in western Uganda. We identified seven tick species from four genera thanks to the 286 adults and nymphs collected. Among them, the most common genera were *Haemaphysalis*, and the most frequently collected species were *H. parmata* and *A. tholloni*. This last species was the only one found inside the fresh nest of a chimpanzee. We found more ticks during the dry season than during the rainy season, mainly due to a difference in *Haemaphysalis* spp. abundance. Overall, the number of ticks collected seemed to be influenced by the temperature of the day and the type of vegetation but not the relative humidity of the day. Two genera of piroplasmids and four of bacterial pathogens were identified using

molecular biology. Overall, *Rickettsia* sp. were the most prevalent pathogens in the ticks collected in this study. The individual of *A. tholloni*, collected in the nest of a chimpanzee was infected by *Rickettsia* sp., a pathogen also found in ticks collected from the vegetation ground of nesting sites together with *Cryptoplasma* sp. *Theileria* sp. were the third most prevalent pathogens identified in the ticks collected in this study and only found in *A. tholloni* ticks. Ticks collected from team members were relatively more infected with pathogens (64.29%) than ticks collected from chimpanzee nesting sites (40.00%) and ticks found at the eight vegetation sites (30.41%), but the data sets were not equivalent (n=42, n=5 and n=171 respectively). None of the ticks collected from the team members were positive for *Ehrlichia* sp., whereas the ticks collected from the vegetation sites were positive for all pathogens.

Each of the seven species found were hard ticks with a three-host life cycle and can feed on a wide variety of hosts present in the Sebitoli habitat (listed in Table S3). Two species (*H. parmata and I. rasus* s.l.) are known to have non-human primates as hosts and one species (*I. muniensis*) has Hominidae as among its hosts. Five species (*A. paulopunctatum, A. tholloni, H. parmata, I. muniensis* and *I. rasus* s.l.) are known to at least occasionally bite humans and thus could might likely feed on wild chimpanzees. The discovery of *A. tholloni* inside a chimpanzee nest led us to believe that it was either detached by the chimpanzee when self-grooming or was targeting to feed on it as the chimpanzee left the nest which was constructed the evening before. Usually, no other animal is present in the fresh night nest in the same time than chimpanzee and thus the most likely host was the chimpanzee. In addition, the sequence of *A. tholloni* is close to the sequence of an *Amblyomma* sp., which was discovered in the nostrils of primatologists in the Kibale National Park and also appeared to infect the nostrils of chimpanzees living there (Aronsen & Robbins, 2008; Hamer et al., 2013). As *A. tholloni* adults have specialized in infecting elephants, particularly their trunks (King'ori et al., 2022) and some species have favorite location to bite (Bussiéras & Chermette, 1991; McGinley-Smith & Tsao, 2003), it is therefore possible that this species or a related species could infect the nostrils of other sympatric animals.

We found that the tick abundances did vary over time and between seasons as expected (Ogden et al., 2021). The temperature of the day appeared to be a factor influencing the activity of ticks. Higher temperatures lead to more active ticks which are more captured, an effect that also occurs with other tick species in different climates (Hubálek et al., 2003; Requena-García et al., 2017). Contrary to our expectation, the relative humidity of the day did not significantly affect the activity of ticks. It could be that difference in humidity are not perceptible as the relative

humidity is always quite high in Sebitoli as a high-altitude moist forest. Like in other studies (Barandika et al., 2011; Requena-García et al., 2017), the type of vegetation can influence the quantity of tick species that can be collected. We found more ticks in the trail system, then in the herbaceous vegetation and secondary forest and finally less in the primary forest. Interestingly, by witnessing the higher number of ticks found on trails, we have shown that humans by cutting the forest to clear a path, could have an impact on the distribution of ticks by creating an environment with high passage of potential hosts or make the collect easier with the vegetation shorter.

Because ticks can have different feeding strategies, using multiple techniques with different bias allowed us to collect a wider variety of ticks species and life stages (Ginsberg & Ewing, 1989; Terassini et al., 2010). For example, flagging has been shown to favor subadults while visual search favor adult ticks of *Amblyomma* (Terassini et al., 2010). This could explain the high number of larvae and nymphs we collect in this study. In their design, investing human members favored ticks that feed on humans, while flagging targeted questing ticks with a broader spectrum of hosts (Ginsberg & Ewing, 1989). In that regard, *A. paulopuctatum* was collected only from the human members of the research project. Interestingly, it was initially assumed to be the nymphal stage of the ticks found in the nostril of researchers visiting Ugandan forests (Walton, 1960). Looking inside chimpanzee nests could have favored soft ticks, as they are known to specialize in sheltered microhabitats such as animal nests and burrows (Vial, 2009). However, chimpanzee nests are temporary structures for one night, unlike others nests where animals may live for several weeks or months. This could explain why we did not find soft ticks in this study. This method was very complicate and difficult, but the tick we found can be assumed to be from or aiming at a chimpanzee, which was a valuable information.

Further examination of microbial communities revealed the presence of at least six genera of tick-borne pathogens in the seven Ugandan tick species that were collected in the present study. *Rickettsia* sp. were the most common tick-borne bacteria we detected. In this regard, we counted a high prevalence of *Rickettsia* with 30.91% of ticks infected (85.71% *Ixodes* spp., 74.58% *Ambyomma* spp., 25.00% *Rhipicephalus* spp., 3.68% *Haemaphysalis* spp.). Some were closely related to virulent pathogens like the *Rickettsia* of *A. paulopunctatum* which was closely related to *R. parkeri,* the etiological agent of an human rickettsiosis with skin lesions and lymphadenitis. Others were related to *Rickettsia* of unknown pathogenicity as the *Rickettsia* of *Rh. dux* with *R. rhipicephali*. DNA of *Rickettsia felis*, a common emerging pathogen was present in fecal samples of apes (Keita et al., 2013). In this study, out of 598 chimpanzee samples, 6.5% were positive for *Rickettsia* sp. including 2.3% for *R. felis* which was assumed

by the authors to have been transmitted by mosquitoes. *Rickettsia* DNA, similar to *R. africae,* an agent of African tick bite fever, was also detected in the blood of primates such as the vervet monkey (*Chlorocebus pygerythrus*) and the yellow baboon (*Papio cynocephalus*) (Nakayima et al., 2014). However, the current view in rickettsiology has a strong anthropocentric bias and tends to describe all novel *Rickettsia* species as pathogenic forms (Binetruy et al., 2020; Labruna & Walker, 2014). However, most of the novel *Rickettsia* species or strains discovered in recent years were found exclusively in arthropods and never in vertebrates for which they are not pathogenic (Bonnet et al., 2017; Darby et al., 2007). In ticks, as for many other arthropods, some *Rickettsia* sp. are non-infectious agents but maternally inherited endosymbionts with poorly known effects on tick biology as for *R. buchneri* in the black-legged tick *I. scapularis* (Kurtti et al., 2015), and *R. vini* in the tree-hole tick *I. arboricola* (Novakova et al., 2016). In addition, none of these *Rickettsia* sp. were identical to *Candidatus Rickettsia davousti* previously detected in an *Amblyomma* sp. tick collected from the nostril of a national park visitor in Gabon (Lopez-Velez et al., 2015). The prevalence of *Cryptoplasma* was at 6.81% in all the ticks with 15.25% in *A. tholloni*, 2.21% in *H. parmata*. *Cryptoplasma* is an enigmatic *Anaplasma*-like pathogen that was sporadically identified (Kočíková et al., 2018). Its medical and veterinary importance remains unknown but rodents are potential reservoir hosts (Kočíková et al., 2018). Close *Cryptoplasma* relatives belonging to the *Anaplasma* genus were detected in samples of the primates species such as the vervet monkey and baboons (*Papio sp.*) (Masika et al., 2021; Nakayima et al., 2014). But we detected none of them, so, the *Cryptoplasma* sp. that we have detected in the present study belongs to another strain. The prevalence of piroplasmids was 3.64% in all the tick species with 10.17% in the species of *A. tholloni* only. A prevalence much lower than in Kenya with *A.tholloni* (51%), and *Rh. Humeralis* (27%) but higher than other species of *Rhipicephalus* (2.7-6%) (King'ori et al., 2019). Some piroplasmids are responsible of the piroplasmosis, a multisystem disease in animals and occasionally in humans. *Babesia* infection was detected in the blood of few primates: the indri (*Indri indri*), the diademed sifaka (*Propithecus diadema*) (Larsen et al., 2016), and the yellow baboon (Nakayima et al., 2014). Similarly, the *Babesia* of *I. muniensis* and of *H. parmata* are also closely related to species primarily infecting ruminants, *Babesia capreoli* and *B. occultans*/*B. orientalis*, respectively. However, these tree tick species readily feed on ruminants but are also generalist species feeding on a variety of mammals, which are thus exposed to infected ticks. The *Theileria* found in *A. tholloni* could be specific to ruminants: its phylogenetic proximity with *T. cervi* and *T. ovis*, two species infecting different ruminant species around the world, suggests that it may have similar host spectrum. The prevalence of the analyzed samples was

1.82% for *Borrelia* sp., pathogen related to relapsing fever, detected in *H. parmata*, and closely related to a species infecting bovine *B. theilleri*. Previous *Borrelia* infection was only detected once in the blood of the indri primate (Larsen et al., 2016). The one *Ehrlichia* sp. Of *H. punctaleachi* was closely related to *E. shimanensis*. *Ehrlichia* sp. DNA was detected in the samples from multiple primates species: the marmosets (*Callithrix* spp.) (Mafra et al., 2015), the black lemur (*Eulemur macaco flavifrons*) (Yabsley et al., 2004), the ring-tailed lemur (*Lemur catta*) (C. V Williams et al., 2002), the langurs (*Semnopithecus* sp.) (Baviskar et al., 2009), and the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) (C. V Williams et al., 2002; Yabsley et al., 2004). The infection rates in ticks for *Ehrlichia* sp. was lower (0.45%) than what was found in ticks of other sites (16.4-18%) (King'ori et al., 2019).

The literature reports a wide variation in pathogen prevalence between animal populations, which may be related to individual host susceptibility, tick preferences, and the pathogen species involved. To our knowledge, no information is available on tick-borne pathogens in wild chimpanzees, although a rare case of successful inoculation of *Babesia divergens* has occurred with two splenectomized individuals (Garnham & Bray, 1959). In Kibale, ticks can be found both in the nostrils of young chimpanzees and researchers (Hamer et al., 2013; Walton, 1960) highlighting the potential risk of cross-contamination between humans and chimpanzees if they are the same species or vectors of the same pathogens. In the Sebitoli area, chimpanzees regularly visit surrounding gardens to feed on crops (Couturier et al., 2022), a proximity that could favor the cross-transmission of pathogens as has been shown for malaria (Liu et al., 2010) and *Oesophagostomum* infection (Cibot, Guillot, et al., 2015).

Conclusion

This study was the first to estimate the potential risk of tick-borne pathogens transmission to our closest relative, the threatened chimpanzee, in its natural environment using non-invasive methods. For the first time and thanks to collection in their nests, we found that they are likely hosts for *A. tholloni* which exposed them to *Rickettsia* sp. pathogens. We also showed that they are at potential risk of encountering *I. rasus* s.l., *A. tholloni* and *H. parmata* that can be infected with *Rickettsia* sp. and *Cryptoplasma* sp. when they leave the nest. Further investigations on chimpanzee exposure could collect ticks at other times of the day and on the ground, such as on vegetation after a resting or grooming session.

Daytime temperature and vegetation type seemed to play a role in the probability of encountering ticks and therefore the potentially pathogenic micro-organisms they carry. Also,

the vegetation used for nesting could be studied to determine whether certain tree species might have repellent properties or favor the unhooking of ticks at night, when chimpanzees did not have the opportunity for mutual grooming with conspecifics for up to 12 hours.

This study further revealed a substantial diversity of tick-borne pathogens, including piroplasmids and bacteria, in Uganda. This underlined the need to better document the diversity of ticks and tick-borne pathogens in natural habitats non impacted by human activities. In Uganda, the effect of these tick-borne pathogens on animal health remains to be elucidated.

Acknowledgements

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority, Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research at Sebitoli in Kibale NP, Uganda. We offer profound thanks to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Apes Conservation Project, the field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project: Deogratius Kiomuhangi, Emmanuel Balinda, John Koojo, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Nelson Tugume, especially John Kakonge and Charles Twesige for their valuable and cheerful fieldwork.

Authors' contributions

SK, OD and EP conceived the research. CL, SK and OD conceived the paper. CL drafted the manuscript. SB and SK organized the data collection and JPO coordinated the field station. EA, JPO offered administrative and technical support. CL, SR, SB and NR identified macroscopically the ticks. OD conceived and hosted the pathogens screening and the DNA identification. RK and MB conducted the pathogens screening and DNA verification. All authors read and revised the manuscript and approved the submitted version of the paper. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

References

Aeschlimann, A., 1967. Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire. Acta Trop. 24, 281–405.

Ahmed, J., Alp, H., Aksin, M., Seitzer, U., 2007. Current status of ticks in Asia. Parasitol. Res. 101, 159–162. https://doi.org/10.1007/s00436-007-0696-3

Akinyi, M.Y., Tung, J., Jeneby, M., Patel, N.B., Altmann, J., Alberts, S.C., 2013. Role of grooming in reducing tick load in wild baboons (*Papio cynocephalus*). Anim. Behav. 85, 559–568. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.012

Aronsen, G.P., Robbins, R.G., 2008. An instance of tick feeding to repletion inside a human nostril. Bull. Peabody Museum Nat. Hist. 49, 245–248.

Barandika, J.F., Olmeda, S.A., Casado-Nistal, M.A., Hurtado, A., Juste, R.A., Valcárcel, F., Anda, P., García-Pérez, A.L., 2011. Differences in questing tick species distribution between Atlantic and Continental Climate regions in Spain. J. Med. Entomol. 48, 13–19. https://doi.org/10.1603/ME10079

Barr, D.J., Levy, R., Scheepers, C., Tily, H.J., 2013. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: keep it maximal. J. Mem. Lang. 68, 255–278. https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001

Baviskar, B.S., Gawande, P.J., Jayraw, A.K., Maske, D.K., Raut, S.S., 2009. A note on occurrence of Ehrlichia infection in a Langur (Semnopithecus sp.) from Nagpur, Maharashtra, India. J. Threat. Taxa 1, 444–444. https://doi.org/10.11609/jott.o1777.444

Benjamini, Y., Drai, D., Elmer, G., Kafkafi, N., Golani, I., 2001. Controlling the false discovery rate in behavior genetics research. Behav. Brain Res. 125, 279–284. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(01)00297-2

Bequaert, J., 1930. Ticks collected by the American Museum Congo expedition 1909-1915, with notes on the parasites and predacious enemies of these arthropods. Am. Museum Nat. Hist. New York City 2.

Binetruy, F., Buysse, M., Barosi, R., Duron, O., 2020. Novel *Rickettsia* genotypes in ticks in French Guiana, South America. Sci. Rep. 10, 10–14. https://doi.org/10.1038/s41598-020-59488-0

Binetruy, F., Dupraz, M., Buysse, M., Duron, O., 2019. Surface sterilization methods impact measures of internal microbial diversity in ticks. Parasites and Vectors 12, 1–10. https://doi.org/10.1186/s13071-019-3517-5

Bonnet, S.I., Binetruy, F., Hernández-Jarguín, A.M., Duron, O., 2017. The tick microbiome: why non-pathogenic microorganisms matter in tick biology and pathogen transmission. Front. Cell. Infect. Microbiol. 7, 1–14. https://doi.org/10.3389/fcimb.2017.00236

Bortolamiol, S., Cohen, M., Potts, K., Pennec, F., Rwaburindore, P., Kasenene, J.M., Seguya, A., Vignaud, Q., Krief, S., 2014. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. PLoS One 9. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102177

Bortolamiol, S., Krief, S., Jiguet, F., Pali-brk, M., Rwaburindore, P., Kasenene, J.M., Seguya, A., Cohen, M., 2013. Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda), in: International Cartographic Conference.

Brain, C., Bohrmann, R., 1992. Tick infestation of baboons (*Papio ursinus*) in the Namib desert. J. Wildl. Dis. 28, 188–191.

Bussiéras, J., Chermette, R., 1991. Abrégé de Parasitologie Vétérinaire: Fascicule IV. Entomologie vétérinaire.

Castresana, J., 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. Mol. Biol. Evol. 17, 540–552. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026334

Chapman, C.A., Lambert, J.E., 2000. Habitat alteration and the conservation of African primates : case study of Kibale National Park, Uganda. Am. J. Primatol. 50, 169–185.

Chapman, C.A., Wrangham, R.W., Chapman, L.J., Kennard, D.K., Zanne, A.E., 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. J. Trop. Ecol. 15, 189–211.

Chenna, R., Sugawara, H., Koike, T., Lopez, R., Gibson, T.J., Higgins, D.G., Thompson, J.D., 2003. Multiple sequence alignment with the Clustal series of programs. Nucleic Acids Res. 31, 3497–3500. https://doi.org/10.1093/nar/gkg500

Chong, S.T., Kim, H.C., Lee, I., Kollars, T.M., Sancho, A.R., Sames, W.J., Klein, T.A., 2013. Comparison of dragging and sweeping methods for collecting ticks and determining their seasonal distributions for various habitats, Gyeonggi Province, Republic of Korea. J. Med. Entomol. 50, 611–618.

Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, S., 2015a. Chimpanzees facing a dangerous situation: a high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda. Am. J. Primatol. 77, 890–900. https://doi.org/10.1002/ajp.22417

Cibot, M., Guillot, J., Lafosse, S., Bon, C., Seguya, A., Krief, S., 2015b. Nodular worm infections in wild non-human primates and humans living in the Sebitoli area (Kibale National Park, Uganda): do high spatial proximity favor zoonotic transmission? PLoS Negl. Trop. Dis. 9, 1–17. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004133

Couturier, C., Bortolamiol, S., Ortmann, S., Okimat, J.P., Asalu, E., Krief, S., 2022. All-you-can-eat: influence of proximity to maize gardens on the wild diet and the forest activities of the Sebitoli chimpanzee community in Kibale National Park. Animals 12, 1–22. https://doi.org/10.3390/ani12070806

Cumming, G.S., 2000. Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). J. Biogeogr. 27, 425–440.

Dantas-Torres, F., Otranto, D., 2013. Species diversity and abundance of ticks in three habitats in southern Italy. Ticks Tick. Borne. Dis. 4, 251–255. https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.11.004

Darby, A.C., Cho, N.H., Fuxelius, H.H., Westberg, J., Andersson, S.G.E., 2007. Intracellular pathogens go extreme: genome evolution in the Rickettsiales. Trends Genet. 23, 511–520. https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.08.002

De La Fuente, J., Estrada-Peña, A., Venzal, J.M., Kocan, K.M., Sonenshine, D.E., 2008. Overview: ticks as vectors of pathogens that cause disease in humans and animals. Front. Biosci. 13, 6938–6946. https://doi.org/10.2741/3200

De Waal, F.B.M., 1997. The chimpanzee's service economy: food for grooming. Evol. Hum. Behav. 18, 375–386. https://doi.org/10.1016/S1090-5138(97)00085-8

Dobson, A.J., Barnett, A.G., 2018. An introduction to generalized linear models. Chapman

and Hall/CRC.
Estrada-Peña, A., 2008. Climate, niche, ticks, and models: what they are and how we should interpret them. Parasitol. Res. 103, 87–95. https://doi.org/10.1007/s00436-008-1056-7
Forstmeier, W., Schielzeth, H., 2011. Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: Overestimated effect sizes and the winner's curse. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 47–55. https://doi.org/10.1007/s00265-010-1038-5
Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Monette, G., 2012. Package 'car.'
Fruth, B., Tagg, N., Stewart, F.A., 2018. Sleep and nesting behavior in primates: a review. Am. J. Phys. Anthropol. 166, 499–509. https://doi.org/10.1002/ajpa.23373
Garnham, P.C.C., Bray, R.S., 1959. The susceptibility of the higher primates to Piroplasms. J. Protozool. 6, 352–355. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1959.tb04383.x
George, H.F., Nuttall, F.R.S., 1916. Notes on ticks. IV. Relating to the genus Ixodes and including a description of three new species and two new varieties. Parasitology 8, 294–337.
Ginsberg, H.S., Ewing, C.P., 1989. Comparison of flagging, walking, trapping, and collecting from hosts as sampling methods for Northern deer ticks, Ixodes dammini , and lone-star ticks, Amblyomma americanum. Exp. Appl. Acarol. 7, 313–322.
Hamer, S.A., Bernard, A.B., Donovan, R.M., Hartel, J.A., Wrangham, R.W., Otali, E., Goldberg, T.L., 2013. Coincident tick infestations in the nostrils of wild chimpanzees and a human in Uganda. Am. J. Trop. Med. Hyg. 89, 924–927. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0081
Hasle, G., Horak, I.G., Grieve, G., Leinaas, H.P., Clarke, F., 2009. Ticks collected from birds in the northern provinces of South Africa, 2004 – 2006. Onderstepoort J. Vet. Res. 76, 167–175.
Hoogstraal, H., El Kammah, K.M., 1972. Notes on African Haemaphysalis ticks. X.H. (Kaiseriana) aciculifer Warburton and H. (K.) rugosa Santos Dias, the African representatives of the Spinigera subgroup (Ixodoidea: Ixodidae). J. Parasitol. 58, 960–978.
Hoogstraal, H., Theiler, G., 1959. Ticks (Ixodoidea, Ixodidae) parasitizing lower primates in Africa, Zanzibar, and Madagascar. J. Parasitol. 45, 217–222.
Horak, I.G., 1972. The genus *Haemaphysalis* Koch, 1844.
Horak, I.G., Golezardy, H., Uys, A.C., 2007. Ticks associated with the three largest wild ruminant species in southern Africa. Onderstepoort J. Vet. Res. 74, 231–242.
Hotez, P.J., Kamath, A., 2009. Neglected tropical diseases in Sub-Saharan Africa: review of their prevalence, distribution, and disease burden. PLoS Negl. Trop. Dis. 3. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000412
Hubálek, Z., Halouzka, J., Juricová, Z., 2003. Host-seeking activity of ixodid ticks in relation to weather variables. J. Vector Ecol. 28, 159–165.
Humle, T., Maisels, F., Oates, J.F., Plumptre, A.J., Williamson, E.A., 2016. *Pan troglodytes*, chimpanzee (errata version published in 2018) [WWW Document]. IUCN Red List Threat. Species. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6422-5_49
Jongejan, F., Uilenberg, G., 2004. The global importance of ticks. Parasitology 129, S3–S14. https://doi.org/10.1017/S0031182004005967

Kaiser, M.N., Sutherst, R.W., Bourne, A.S., 1991. Tick (Acarina: Ixodidae) infestations on zebu cattle in northern Uganda. Bull. Entomol. Res. 81, 257–262.

Kaiser, M.N., Sutherst, R.W., Bourne, A.S., 1982. Relationship between ticks and zebu cattle in southern Uganda. Trop. Anim. Health Prod. 14, 63–74.

Kawanaka, K., 1989. Age differences in social interactions of young males in a chimpanzee unit-group at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. Primates 30, 285–305. https://doi.org/10.1007/BF02381256

Keita, A.K., Socolovschi, C., Ahuka-Mundeke, S., Ratmanov, P., Butel, C., Ayouba, A., Inogwabini, B.I., Muyembe-Tamfum, J.J., Mpoudi-Ngole, E., Delaporte, E., Peeters, M., Fenollar, F., Raoult, D., 2013. Molecular evidence for the presence of Rickettsia felis in the feces of wild-living African apes. PLoS One 8, 1–7. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054679

King'ori, E., Obanda, V., Chiyo, P.I., Soriguer, R.C., Morrondo, P., Angelone, S., 2019. Molecular identification of *Ehrlichia, Anaplasma, Babesia* and *Theileria* in African elephants and their ticks. PLoS One 14, 1–16. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226083

King'ori, E.M., Obanda, V., Nyamota, R., Remesar, S., Chiyo, P.I., Soriguer, R., Morrondo, P., 2022. Population genetic structure of the elephant tick *Amblyomma tholloni* from different elephant populations in Kenya. Ticks Tick. Borne. Dis. 13, 101935. https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.101935

Kočíková, B., Majláth, I., Víchová, B., Maliničová, L., Pristaš, P., Connors, V.A., Majláthová, V., 2018. Candidatus cryptoplasma associated with green lizards and ixodes ricinus ticks, Slovakia, 2004–2011. Emerg. Infect. Dis. 24, 2348–2351. https://doi.org/10.3201/eid2412.161958

Koyama, N., Aimi, M., Kawamoto, Y., Hirai, H., Go, Y., Ichino, S., Takahata, Y., 2008. Body mass of wild ring-tailed lemurs in Berenty Reserve, Madagascar, with reference to tick infestation: a preliminary analysis. Primates 49, 9–15. https://doi.org/10.1007/s10329-007-0051-4

Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K., 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. Mol. Biol. Evol. 33, 1870–1874. https://doi.org/10.1093/MOLBEV/MSW054

Kurtti, T.J., Felsheim, R.F., Burkhardt, N.Y., Oliver, J.D., Heu, C.C., Munderloh, U.G., 2015. *Rickettsia buchneri* sp. Nov., a rickettsial endosymbiont of the blacklegged tick *Ixodes scapularis*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 65, 965–970. https://doi.org/10.1099/ijs.0.000047

Labruna, M.B., Walker, D.H., 2014. *Rickettsia felis* and changing paradigms about pathogenic Rickettsiae. Emerg. Infect. Dis. 20, 1768.

Larsen, P.A., Hayes, C.E., Williams, C. V, Junge, R.E., Razafindramanana, J., Mass, V., Rakotondrainibe, H., Yoder, A.D., 2016. Blood transcriptomes reveal novel parasitic zoonoses circulating in Madagascar's lemurs. Biol. Lett. 12. https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0829

Lehmann, J., Korstjens, A.H., Dunbar, R.I.M., 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. Anim. Behav. 74, 1617–1629. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.025

Liu, W., Li, Y., Learn, G.H., Rudicell, R.S., Robertson, J.D., Keele, B.F., Ndjango, J.-B.N., Sanz, C.M., Morgan, D.B., Locatelli, S., Gonder, M.K., Kranzusch, P.J., Walsh, P.D., Delaporte, E., Mpoudi-ngole, E., Georgiev, A. V, Muller, M.N., Shaw, G.M., Peeters, M., Sharp, P.M., Rayner, J.C., Hahn, B.H., 2010. Origin of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum* in gorillas. Nature 467, 420–425. https://doi.org/10.1038/nature09442

Lopez-Velez, R., Palomar, A.M., Oteo, J.A., Norman, F.F., Pérez-Molina, J.A., Portillo, A., 2015. Novel *Candidatus* Rickettsia species detected in nostril tick from human, gabon, 2014. Emerg. Infect. Dis. 21, 325–327. https://doi.org/10.3201/eid2102.141048

Mafra, C., Barcelos, R.M., Mantovani, C., Carrizo, J., Soares, A.C., Moreira, H.N.S., Maia, N.L., da Silva, F. de F.R., e Silva, V.H.D., Boere, V., e Silva, I. de O., 2015. Ocorrence of *Ehrlichia canis* in free-living primates of the genus Callithrix. Rev. Bras. Parasitol. Vet. 24, 78–81. https://doi.org/10.1590/S1984-29612015001

Masika, S.J., Muchemi, G.M., Okumu, T.A., Mutura, S., Zimmerman, D., Kamau, J., 2021. Molecular evidence of Anaplasma phagocytophilum in olive baboons and vervet monkeys in Kenya. BMC Vet. Res. 17, 385. https://doi.org/10.1186/s12917-021-03095-2

Matthysse, J.G., Colbo, M.H., 1987. The ixodid ticks of Uganda, together with species pertinent to Uganda because of their present known distribution., Entomologi. ed.

McGinley-Smith, D.E., Tsao, S.S., 2003. Dermatoses from ticks. J. Am. Acad. Dermatol. 49, 363–392. https://doi.org/10.1067/S0190-9622(03)01868-1

Medlock, J.M., Hansford, K.M., Bormane, A., Derdáková, M., Estrada-peña, A., George, J., Golovljova, I., Jaenson, T.G.T., Jensen, J., Jensen, P.M., Kazimirova, M., Oteo, J.A., Papa, A., Pfister, K., Plantard, O., Randolph, S.E., Rizzoli, A., Santos-Silva, M.M., Sprong, H., Vial, L., Hendrickx, G., Zeller, H., Van Bortel, W., 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. Parasites and Vectors 6, 1–11.

Mekonnen, S., de Castro, J., Gebre, S., Hussein, I., Regassa, A., 1992. Ticks, tick-borne diseases and their control in western Ethiopia. Int. J. Trop. Insect Sci. 13, 661–664.

Morel, P.C., 1978. Tiques d'animaux sauvages en Haute-Volta. Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop. 31, 69–78.

Nakao, R., Qiu, Y., Igarashi, M., Magona, J.W., Zhou, L., Ito, K., Sugimoto, C., 2013. High prevalence of spotted fever group rickettsiae in Amblyomma variegatum from Uganda and their identification using sizes of intergenic spacers. Ticks Tick. Borne. Dis. 4, 506–512. https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2013.07.001

Nakayima, J., Hayashida, K., Nakao, R., Ishii, A., Ogawa, H., Nakamura, I., Moonga, L., Hang'ombe, B.M., Mweene, A.S., Thomas, Y., Orba, Y., Sawa, H., Sugimoto, C., 2014. Detection and characterization of zoonotic pathogens of free-ranging non-human primates from Zambia. Parasites and Vectors 7, 490. https://doi.org/10.1186/s13071-014-0490-x

Novakova, M., Costa, F.B., Krause, F., Literak, I., Labruna, M.B., 2016. Rickettsia vini n. sp. (Rickettsiaceae) infecting the tick Ixodes arboricola (Acari: Ixodidae). Parasites and Vectors 9, 1–8. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1742-8

Nyangiwe, N., Yawa, M., Muchenje, V., 2018. Driving forces for changes in geographic range of cattle ticks (Acari: Ixodidae) in Africa: a review. S. Afr. J. Anim. Sci. 48, 829–

841. https://doi.org/10.4314/sajas.v48i5.4
Ogden, N.H., Ben Beard, C., Ginsberg, H.S., Tsao, J.I., 2021. Possible effects of climate change on Ixodid ticks and the pathogens they transmit: predictions and observations. J. Med. Entomol. 58, 1536–1545. https://doi.org/10.1093/jme/tjaa220
Okello-Onen, J., Tukahirwa, E.M., Perry, B.D., Rowlands, G., Nagda, S.M., Musisi, G., Bode, E., Heinonen, R., Mwayi, W., 1999. Population dynamics of ticks on indigenous cattle in a pastoral dry to semi-arid rangeland zone of Uganda. Exp. Appl. Acarol. 23, 79–88.
Queen, J.P., Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. Experimental design and data analysis for biologists, Cambridge. ed.
Randolph, S.E., Green, R.M., Hoodless, A.N., Peacey, M.F., 2002. An empirical quantitative framework for the seasonal dynamics of the tick Ixodes ricinus. Int. J. Parasitol. 32, 979–989.
Requena-García, F., Cabrero-Sañudo, F., Olmeda-García, S., González, J., Valcárcel, F., 2017. Influence of environmental temperature and humidity on questing ticks in central Spain. Exp. Appl. Acarol. 71, 277–290. https://doi.org/10.1007/s10493-017-0117-y
Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. Methods Ecol. Evol. 1, 103–113. https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00012.x
Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M., Semple, S., 2007. Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? Biol. Lett. 3, 231–233. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0052
Socolovschi, C., Matsumoto, K., Marie, J.-L., Davoust, B., Raoult, D., Parola, P., 2007. Identification of Rickettsiae, Uganda and Djibouti. Emerg. Infect. Dis. 13, 1508–1509.
Süss, J., Klaus, C., Gerstengarbe, F., Werner, P.C., 2008. What makes ticks tick? Climate change, ticks, and tick-borne diseases. Int. Soc. Travel Med. 15, 39–45. https://doi.org/10.1111/j.1708-8305.2007.00176.x
Sylla, M., Ndiaye, M., Souris, M., Gonzalez, J.-P., 2018. Ticks (Acari: Ixodida) of the genus *Haemaphysalis* Koch, 1844 in Senegal: a review of host associations, chorology, and identification. Acarologia 58, 928–945.
Tack, W., Madder, M., Baeten, L., De Frenne, P., Verheyen, K., 2012. The abundance of *Ixodes ricinus* ticks depends on tree species composition and shrub cover. Parasitology 139, 1273–1281.
Tanaka, I., Takefushi, H., 1993. Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. Anthropol. Sci. 101, 187–193. https://doi.org/10.1080/00033799300200371
Team, R.C., 2019. R: a language and environment for statistical computing.
Terassini, F.A., Barbieri, F.S., Albuquerque, S., Szabó, M.P.J., Camargo, L.M.A., Labruna, M.B., 2010. Comparison of two methods for collecting free-living ticks in the Amazonian forest. Ticks Tick. Borne. Dis. 1, 194–196. https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2010.08.002
Theiler, G., 1947. Ticks in the South African zoological survey. Onderstepoort J. Vet. Res. Anim. Ind. 21, 253–300.
Theiler, G., Salisbury, L.E., 1959. Ticks in the South African zoological survey collection - Part IX - “The Amblyomma marmoreum group.” Onderstepoort J. Vet. Res. 28.

Treves, A., Mwima, P., Plumptre, A.J., Isoke, S., 2010. Camera-trapping forest-woodland wildlife of western Uganda reveals how gregariousness biases estimates of relative abundance and distribution. Biol. Conserv. 143, 521–528. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.025

Vial, L., 2009. Biological and ecological characteristics of soft ticks (Ixodida: Argasidae) and their impact for predicting tick and associated disease distriblftion. Parasite 16, 191–202. https://doi.org/10.1051/parasite/2009163191

Vudriko, P., Okwee-Acai, J., Tayebwa, D.S., Byaruhanga, J., Kakooza, S., Wampande, E., Omara, R., Muhindo, J.B., Tweyongyere, R., Owiny, D.O., Hatta, T., Tsuji, N., Umemiya-Shirafuji, R., Xuan, X., Kanameda, M., 2016. Emergence of multi-acaricide resistant Rhipicephalus ticks and its implication on chemical tick control in Uganda. Parasit. Vectors. https://doi.org/10.1186/s13071-015-1278-3

Walker, A.R., Bouattour, A., Camicas, J.-L., Estrada-Peña, A., Horak, I.G., Latif, A.A., Pegram, R.G., Preston, P.M., 2003. Ticks of domestic animals in Africa: a guide to identification of species, Edinburgh: ed.

Walker, J.B., 1991. A review of the Ixodid ticks (Acari, Ixodidae) occuring in southern Africa. Onderstepoort J. Vet. Res. 58, 81–105.

Walton, G.A., 1960. A tick infesting the nostrils of man. Nature 188, 1131–1132.

Williams, C. V, Van Steenhouse, J.L., Bradley, J.M., Hancock, S.I., Hegarty, B.C., Breitschwerdt, E.B., 2002. Naturally occurring Ehrlichia chaffeensis infection in two prosimian primate species: ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) and ruffed lemurs (*Varecia variegata*). Emerg. Infect. Dis. 8, 1497–1500. https://doi.org/10.3201/eid0812.020085

Williamson, E.A., Macfie, E.J., 2014. 17 Guidelines for best practice in great ape tourism, in: Russon, A.E., Wallis, J. (Eds.), Primate Tourism. Cambridge University Press, pp. 292–310.

Yabsley, M.J., Norton, T.M., Powell, M.R., Davidson, W.R., 2004. Molecular and serologic evidence of tick-borne ehrlichiae in three species of lemurs from St. Catherines Island, Georgia, USA. J. Zoo Wildl. Med. 35, 503–509. https://doi.org/10.1638/03-116

Yessinou, R.E., Cazan, C.D., Bonnet, S.I., Farougou, S., Mihalca, A.D., 2022. Geographical distribution of hard ticks (Acari:Ixodidae) and tick-host associations in Benin, Burkina-Faso, Ivory-Coast and Togo. Acta Trop. 232. https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2022.106510

Supplementary information

Table S1. List of specific primers and PCR conditions used to detect tick-borne pathogens.

Tick-borne pathogens	Gene	Product	Primers (5'-3')		Tm	Fragment size	Reference for primers
Piroplasmids	18S rRNA	Small ribosomal subunit (SSU rRNA)	Bab310 F1	GCCTACCGRGGCARCAACG	54°C	1st round PCR: Bab310F1 + Bab993R2 : 691-734bp 2nd round PCR (semi-nested PCR): Bab579F2 + Bab993R2 : 437-479bp	This study
			Bab579 F2	GCGTATATTAAASTTGTTGCAG			
			Bab993 R2	GATTTCTCTCAAGSTSCTGAAG			
Rickettsia	*glta*	Citrate synthetase	RickF1	GTTCTCTTTCKGCATTTTATCC	56°C	1st round PCR: RickF1 + RickR1: 672bp 2nd round PCR(semi-nested PCR): RickF2 + RickR1: 645bp	(Duron et al., 2017)
			RickF2	GTTCTCTTTCKGCATTTTATCC			
			RickR1	CATCTTTAAGAGCGATAGCTTCAAG			
Borrelia	*flaB*	Flagellin	FlaB_F2	CTGATGATGCTGCTGGWATGGG	52°C	1st round PCR: FlaB_F2 + FlaB_R1 : 910bp 2nd round PCR (semi-nested PCR): FlaB_F2 + FlaB_R2 : 644bp	This study, adapted from (Binetruy et al., 2020)
			FlaB_R1	GCAATCATAGCCATTGCRG			
			FlaB_R2	CCACCTTGARCTGGAGC			
Ehrlichia and *Cryptoplasma*	16S rRNA	Small ribosomal subunit (SSU rRNA)	Ehr16S_F1	TCGCTATTAGATGAGCCTA	52°C	1st round PCR: Ehr16S_F1 + Ehr16S_R2 : 1200bp 2nd round PCR (semi-nested PCR, fragment 1): Ehr16S_F1 + Ehr16S_R1 : 796bp 2nd round PCR (semi-nested PCR, fragment 2): Ehr16S_F2 + Ehr16S_R3 : 457bp	This study
			Ehr16S_F2	TGACATGAAGGTCGTATCC			
			Ehr16S_R1	GGTCCAGCCGAACTGACTC			
			Ehr16S_R2	AGCACACCAGCTTCGAGTTA			
			Ehr16S_R3	AGTTAAGCCAATTCCCATGG			

Semi-nested PCR amplifications were performed as follows: the first PCR run with the external primers was performed in a 10 µLvolume containing 10–50 ng of genomic DNA, 3 mM of each dNTP (Thermo Scientific), 8 mM of MgCl2 (Roche Diagnostics), 3 µM of each primer, 1 µL of 10× PCR buffer (Roche Diagnostics), and 0.5 U of Taq DNA polymerase (Roche Diagnostics). A 1-µL aliquot of the PCR product from the first reaction was used as a template for the second round of amplification. The second PCR was performed in a total volume of 25 µL and contained 8 mM of each dNTP (Thermo Scientific), 10 mM of MgCl2 (Thermo Scientific), 7.5 µM of each of the internal primers, 2.5 µL of 10× PCR buffer (Thermo Scientific), and 1.25 U of Taq DNA polymerase (Thermo Scientific). All PCR amplifications were performed as follows: Initial denaturation at 93°C for 3 min, 35 cycles of denaturation (93°C, 30 s), annealing (Tm=52-56°C depending on primers, 30 s), extension (72°C, 1 min), and a final extension at 72°C for 5 min.

Binetruy, F., Garnier, S., Boulanger, N., Talagrand-Reboul, E., Loire, E., Faivre, B., Noël, V., Buysse, M., Duron, O., 2020. A novel Borrelia species, intermediate between Lyme disease and relapsing fever groups, in neotropical passerine-associated ticks. Sci. Rep. 10, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-020-66828-7

Duron, O., Binetruy, F., Noël, V., Cremaschi, J., McCoy, K.D., Arnathau, C., Plantard, O., Goolsby, J., Pérez de León, A.A., Heylen, D.J.A., Van Oosten, A Raoul Gottlieb, Y., Baneth, G., Guglielmone, A.A., Estrada-Peña, A., Opara, M.N., Zenner, L., Vavre, F., Chevillon, C., 2017. Evolutionary changes in symbiont community structure in ticks. Mol. Ecol. 26, 2905–2921. https://doi.org/10.1111/ijlh.12426

Figure S2. Dorsal and ventral pictures of remarkable tick individuals collected at Sebitoli, Kibale National Park, Uganda.



Amblyomma paulopunctatum – Adult male



Amblyomma tholloni – Adult male



Amblyomma tholloni – Nymph



Haemaphysalis parmata – Adult female



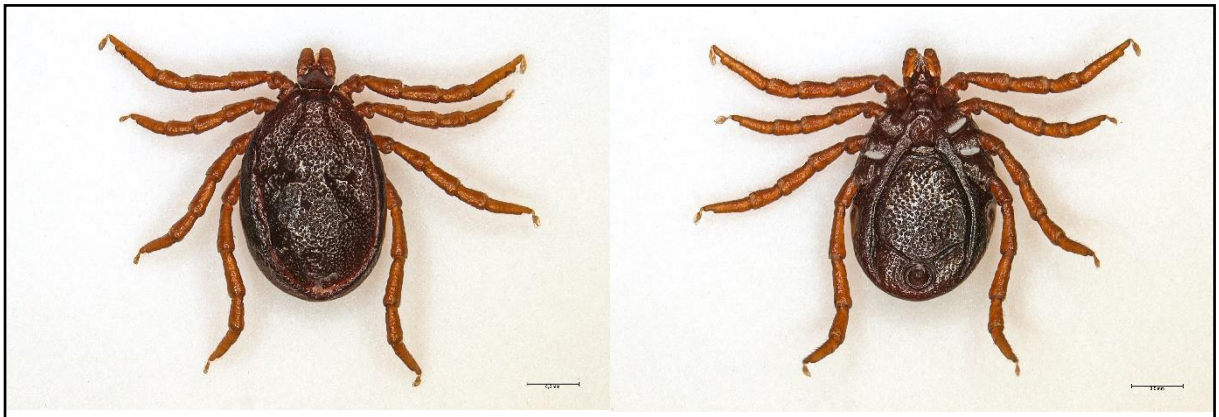
Haemaphysalis parmata – Adult male



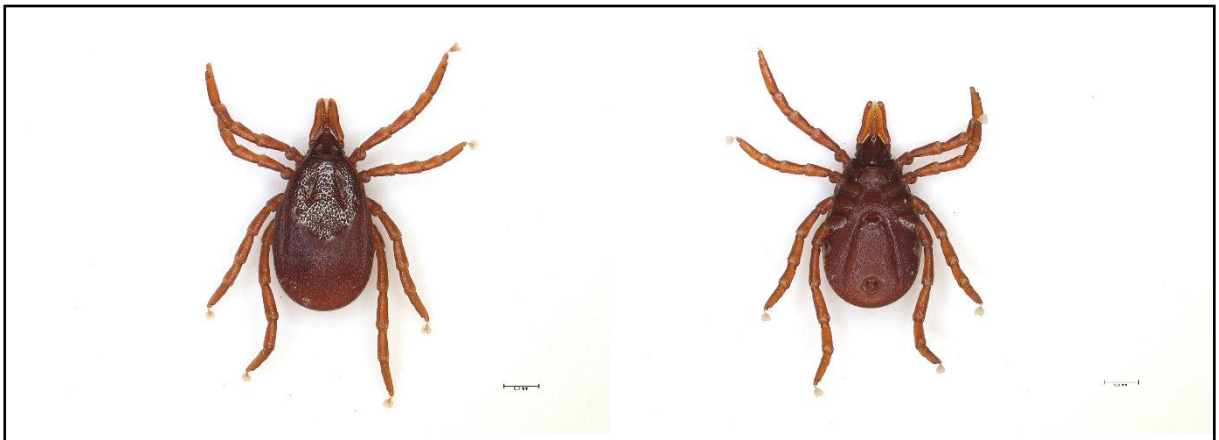
Haemaphysalis parmata – Nymph



Haemaphysalis punctaleachi – Adult female



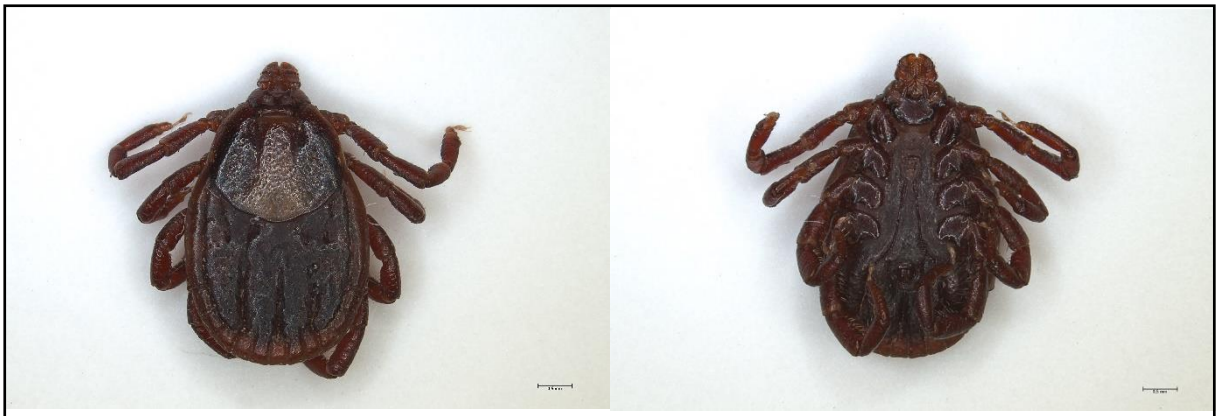
Ixodes muniensis – Adult male



Ixodes rasus/latus – Adult female



Ixodes rasus/latus – Nymph



Rhicephalus dux – Adult female



Rhicephalus dux – Adult male

Table S3. Information on species of ticks collected and their hosts according to literature (Guglielmone et al., 2014; Hoogstraal and Theiler, 1959; Ntiamoa-Baidu et al., 2004).

Species	Hosts
Amblyomma paulopunctatum Neumann, 1899	**Suidae** (A/N/L); **Bovidae** (A/N); Hippopotamidae (A); Hyaenidae (A); Thryonomyidae (A); **Phasianidae** (N/L) + **Human**
Amblyomma tholloni Neumann, 1899	**Bovidae** (A/N/L); Hippopotamidae (A/N/L); **Elephantidae** (A/N/L); **Pittidae** (A/N/L); Testudinidae (A/N/L); **Suidae** (A/N); **Felidae** (A/N); **Canidae** (A); **Herpestidae** (A); Equidae (A); Rhinocerotidae (A); Accipitridae (N); **Musophagidae** (N) + **Human**
Haemaphysalis parmata Neumann, 1905	**Bovidae** (A); **Phasianidae** (A/N/L); **Numididae** (A/N/L); Hystricidae (A/N); Elapidae (A); **Herpestidae** (A); **Nesomyidae** (A); Thryonomyidae (A); **Viverridae** (A); **Cercopithecidae** (N); **Estrildidae** (N); Viduidae (L); Atractaspididae (L); Bucorvidae (N/ L) + **Human**
Haemaphysalis punctaleachi Camicas, Hoogstraal & El Kammah, 1973	**Viverridae** (A); **Bovidae** (A); Hystricidae (A)
Ixodes muniensis Arthur & Burrow, 1957	**Bovidae** (A/N/L); **Canidae** (A/N/L); **Herpestidae** (A/N/L); **Nesomyidae** (A/N/L); Giraffidae (A); **Suidae** (A); **Viverridae** (A); **Felidae** (A/L); Procaviidae (N); **Hominidae** (N); **Muridae** (L); **Sciuridae** (L) + **Human**
Ixodes rasus senu lato (s.l) Neumann, 1899	**Bovidae** (A/N/L); **Canidae** (A/N/L); **Herpestidae** (A/N/L); **Cercopithecidae** (A); **Muridae** (N/L); **Sciuridae** (N/L); Numididae (N/L); Procaviidae (N); **Phasianidae** (N); Cuculidae (N); Turdidae (L) + **Human**
Rhipicephalus dux Dönitz, 1910	**Bovidae** (A); **Suidae** (A); **Elephantidae** (A)

A: adult stage, N: nymphal stage, L: larval stage. In bold, family of hosts found in Sebitoli (incertitude with birds and snakes).

Guglielmone, A.A., Apanaskevich, D.A., Estrada-Peña, A., Robbins, R.G., Petney, T.N., Horak, I.G., 2014. The hard ticks of the world: (Acari: Ixodida: Ixodidae), The Hard Ticks of the World: (Acari: Ixodida: Ixodidae). https://doi.org/10.1007/978-94-007-7497-1

Hoogstraal, H., Theiler, G., 1959. Ticks (Ixodoidea, Ixodidae) parasitizing lower primates in Africa, Zanzibar, and Madagascar. J. Parasitol. 45, 217–222.

Ntiamoa-Baidu, Y., Carr-Saunders, C., Matthews, B.E., Preston, P.M., Walker, A.R., 2004. An updated list of the ticks of Ghana and an assessment of the distribution of the ticks of Ghanaian wild mammals in different vegetation zones. Bull. Entomol. Res. 94, 245–260. https://doi.org/10.1079/ber2004302

Conclusion et transition

Dans le chapitre 2, nous avons présenté les travaux menés en parallèle sur la présence de moustiques et de tiques, qui sont des vecteurs potentiels d'agents pathogènes et une source de nuisance pour les chimpanzés vivant dans la zone de Sebitoli. Il apparaît que le nombre de moustiques femelles varie la nuit en fonction de la température, de l'humidité relative de la nuit, de la luminosité de la lune, du site (altitude et hauteur) et des espèces d'arbres. Cependant il reste assez constant entre les saisons. L'abondance des tiques varie quant à elle en fonction de la température de la journée et du type de végétation. De plus, on a montré que certaines de ces tiques étaient porteuses de pathogènes. Les chimpanzés sont donc susceptibles d'être exposés aux moustiques et/ou aux tiques tout au long de l'année, ces risques étant accrues dans certaines zones de l'habitat et selon certaines conditions météorologiques. En choisissant des espèces d'arbres répulsives, les individus pourraient diminuer l'exposition aux moustiques et tiques gênants et potentiels vecteurs d'agents pathogènes.

CHAPITRE 3 . PROPRIÉTÉS MÉDICINALES DES ESPÈCES D'ARBRES



CHAPITRE 3

Article: Ethnomedical uses and bioactive properties of wild chimpanzees nesting trees: a review of the case study of Sebitoli chimpanzees in Uganda

Camille Lacroux [a,b,c,d], Emmanuelle Pouydebat [c], Edward Asalu [e], Alfred Aleeje [b], Sabrina Krief [a,b]

[a] UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Museum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75116 Paris, France

[b] Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

[c] UMR 7179 CNRS/MNHN, Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Museum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, 75231, Paris, France

[d] La Phocéenne de Cosmétique, 174 rue de la Forge ZA Les Roquassiers, 13300, Salon de Provence, France

[e] Uganda Wildlife Authority, Kibale National Park, Uganda

Papier soumis le 26 Septembre au Journal Ethnobiology and Ethnomedicine (références suivant le format du journal).

Résumé

Des espèces animales, des insectes aux grands mammifères, ont été observées en train d'ingérer ou d'utiliser de façon externe des plantes médicinales. Parmi les vertébrés, les oiseaux rapportent dans leurs nids des fragments de plantes dont les composés volatils agissent comme des répulsifs, des toxiques de contact ou des fumigants naturels efficaces pour contrôler les populations de parasites et/ou de pathogènes. Bien que la fonction et la durée d'utilisation du nid soient très différentes, les grands singes construisent chaque soir une plate-forme de sommeil appelée "nid" à partir de branches d'arbres. Certaines communautés de chimpanzés montrent des préférences pour un petit nombre d'espèces d'arbres pour y construire leurs nids alors que la diversité de la flore est très élevée dans leur habitat tropical. La question est de savoir s'ils utilisent des espèces également connues localement par les médecins traditionnels pour leurs propriétés répulsives, sédatives ou antimicrobiennes.

A travers les utilisations ethnomédicales et les activités biologiquement testées qui pourraient être bénéfiques aux chimpanzés, nous voulons savoir si des propriétés médicinales sont connues dans les feuilles et les écorces des espèces d'arbres préférées des chimpanzés pour construire leurs nids.

Nous avons analysé 24 mois de données sur les nids acquises dans la communauté de chimpanzés de Sebitoli du parc national de Kibale, en Ouganda, afin de déterminer les 10 espèces d'arbres les plus utilisées pour les nids. Nous avons utilisé un précédent recensement des arbres effectué dans la même zone pour déterminer un ensemble comparatif comprenant 10 espèces d'arbres supplémentaires qui sont communes dans l'habitat mais qui ne sont pas préférées par les chimpanzés pour y construire leurs nids. Les activités biologiques et les savoirs ethnomédicinaux pour les feuilles et l'écorce de ces 20 espèces ont été recherchés dans la littérature évaluée par les pairs. Plus de 200 articles ont été analysés grâce au moteur de recherche Google Scholar et à la base de données Prelude (http://www.ethnopharmacologia.org/recherche-dans-prelude/).

Cette revue a permis d'identifier un grand nombre d'attributions médicinales locales et de propriétés bioactives pour 19 des 20 arbres étudiés dans l'environnement de ces chimpanzés. Le nombre global d'états médicinaux traités et de propriétés bioactives testées est globalement le même entre les deux ensembles d'arbres que nous avons comparés. Cependant, nous avons constaté que proportionnellement, les feuilles impliquées dans la construction des nids sont associées à plus d’usages ethnomédicaux

et d'activités biologiques par rapport aux feuilles non utilisées par les chimpanzés. Plus précisément, les feuilles de trois espèces d'arbres choisis pour les nids sont utilisées comme répulsifs, contre aucune des espèces d'arbres abondantes selon les registres ethnologiques. Les propriétés répulsives/pesticides/larvicides contre divers insectes sont attribuées à trois espèces d'arbres utilisées par les chimpanzés et à une espèce d'arbre non utilisée pour les nids. L'activité antimicrobienne des feuilles ou de l'écorce a également été confirmée pour 17 des 20 arbres étudiés.

Pour fabriquer leurs nids, les chimpanzés sauvages de la communauté de Sebitoli choisissent donc des espèces d'arbres dont les feuilles et l'écorce ont des propriétés biologiques et ethnomédicinales connues. Ces parties de plantes peuvent contenir des composés d'intérêt biologique et agir comme antimicrobiens ou répulsifs de vecteurs d’agents pathogènes. Ces résultats soulignent l'importance de protéger les espèces végétales et animales qui peuvent guider les acteurs de la santé publique dans leur recherche de nouveaux composés médicinaux.

Abstract

Animal species, from insects to large mammals, have been observed to ingest or to externally use medicinal plants. Among vertebrates, birds bring back plant fragments into their nests whose volatile compounds act as repellents, contact toxicants or natural fumigants effective in controlling pest and/or pathogen populations. While the function and duration of nest use are very different, great apes build a sleeping platform called a "nest" from tree branches every evening. Yet, some chimpanzee communities show preferences for a small number of tree species for nesting while the flora diversity is very high in their tropical habitat. The question is do they use species also known locally by traditional doctors for their repellent, sedative or antimicrobial properties.

Through ethnomedicinal uses and biologically tested activities that could be beneficial to chimpanzees, we aim to find out whether medicinal properties are known in the leaves and bark of tree species preferred by chimpanzees for nest building.

We analyzed 24 months of nesting data acquired in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park, Uganda, to determine the 10 preferred nesting tree species. We used a previous tree census conducted in the same area to determine a comparative set that included 10 additional tree species that are common in the habitat but not preferred by chimpanzees for nesting. Biological activities and ethnomedicinal knowledge for the leaves and bark of these 20 species were searched in the peer-reviewed literature. Over 200 articles were found through the Google Scholar search engine and the Prelude database (http://www.ethnopharmacologia.org/recherche-dans-prelude/).

From this review, we identified a large number of indigenous medicinal attributions and bioactive properties for 19 of the 20 trees studied in the environment of these chimpanzees. The overall number of medicinal conditions treated and bioactive properties tested are broadly the same between the two sets of trees we compared. However, we found that proportionally, leaves involved in nest building have more associated ethnomedical components and associated biological activities compared to leaves not used by chimpanzees. Interestingly, four nesting tree species are used as repellent, whereas none of the abundant tree species according to ethnological records. Repellent/pesticide/larvicide properties against various insects are attributed to three nesting tree species and one abundant tree species. Antimicrobial activity of leaves or bark was also confirmed for 17 of the 20 trees studied.

For nesting, wild chimpanzees in the Sebitoli community select tree species whose leaves and bark have known biological and ethnomedicinal properties. These plant parts may contain

compounds of biological interest and act as antimicrobial or pathogen vector repellents. Such results emphasize the importance of protecting both plant and animal species which could guide public health in its search for new medicinal compounds.

Key words: nesting behavior, zoopharmacognosy, traditional medicine, Uganda, *Pan troglodytes schweinfurthii*

Introduction

Over the past few decades, there has been increasing evidence of self-medicating behavior in the animal kingdom [1]. This "zoopharmacognosy" behavior can be either therapeutic medication where sick individuals modify their behavior to cure themselves in response to disease or parasitism [2,3], or prophylactic medication where infected and uninfected individuals prevent themselves from disease or parasitism [4]. Most scientific observations involve primates [5,6], and the treatment can be ingested or applied on a body part. For example, capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) with the "fur-rubbing" behavior, have been observed topically applying plant material, which contain secondary compounds known to have anti-insect and medicinal properties [7,8]. In addition, the ethnographic record shows that local indigenous people also use plants selected by capuchins for similar purposes and in similar ways [7]. Interestingly, some bird species incorporate fresh and fragrant plants into their nests, which do not appear to be randomly selected [9–12]. These plant fragments can have volatile compounds and act as repellents, contact toxicants or natural fumigants, effective in controlling parasite and/or pathogen populations, participating in the "nest protection hypothesis" [9,12,13]. Some of these plants possess chemical compounds like limonene and linalool that are distilled and used by humans to make aromatic household cleaners, herbal medicines and household disinfectants [10,14]. One mammal species, the wood rat (*Neotoma fuscipes*), places specific leaves on or near its sleeping nest, which can act as a fumigant against nest-borne ectoparasites [15]. In addition, two urban bird species (*Passer domesticus* and *Carpodacus mexicanus*) incorporate cigarette butts into their nests, as nicotine and other compounds may function as a parasites repellent [16].

While the function and time spent in it are very different, all seven species of great apes (chimpanzees : *Pan troglodytes*, bonobos : *Pan panicus*, gorillas : *Gorilla gorilla* and *Gorilla beringei* and orangutans : *Pongo abelii*, *Pongo pygmaeus* and *Pongo tapanuliensis*) build a "nest" (sleeping platform) every evening in which they will spend the night [17]. They create a stable substrate by intertwining foliage and branches [18,19]. They may spend up to 12 out of 24 hours in it [20]. It has been noted that some tree species are preferred to others [21–26]. The chimpanzee, an endangered species (IUCN) and the most closely related to humans in physiological and cognitive terms [27], is of particular interest since it has demonstrated extensive knowledge of its natural surroundings by practicing many well-reported self-medicating behavior [5,6,28,29]. A study of a chimpanzee community in the Kibale National

Park found active compounds isolated from plant parts with no apparent nutritional value that are occasionally ingested by these individuals [30–33]. Huffman suggests that due to a common neural pathway of chemosensory perception, humans and chimpanzees, when displaying similar symptoms of illness, learn to associate and select similar properties in medicinal plants [27]. Because of this phylogenetic proximity, they share many pathogenic bacteria, viruses and parasites [34]. Parasites that are transmitted by mosquitoes for example, chimpanzees are infected under natural conditions with rickettsiosis [35], malaria [36], Chikungunya, Zika and West Nile virus [37]. Moreover, mosquitoes are not the only vectors, ticks can also carry and transmit arbovirus diseases to primates (suspected Lyme Borreliosis in a captive chimpanzee [38] or the Kyasanur Forest Disease affecting monkeys in India [39]). In the case of malaria, chimpanzee, like other great apes, show few symptoms [40]. Some malaria pathogens are specific to apes [36] and may be less virulent due to a longer evolution in primates than in humans [41]. Nighttime is therefore a key period because chimpanzees are exposed to bites of female *Anopheles* a mosquito genus, vector of pathogens, that take their blood-meal at night [42]. In addition, mature chimpanzees sleep alone in their nest without the possibility to be groomed by conspecifics to remove ticks that are in inaccessible places. So, individuals in their nests are vulnerable to transmitted diseases. Authors have already suggested that chimpanzees nest in trees rather than on ground to avoid these bites [43]. The nest itself can act as a physical barrier to the body and the aromatic substances released by the vegetation can mask the odors used by vectors to locate their prey [43]. In addition, freshly broken nest branches can emit insect repellent and/or acarifuge aromatic substances to reduce the risk of being bitten by vectors [44]. This finding is partially confirmed in a community from the Toro-Semliki Wildlife Reserve in Uganda, where the most common (>70%) nesting tree species *Cynometra alexandri* experimentally deters flying arthropods [45]. One report has mentioned rare occasions where chimpanzees in Budongo, Uganda, add material from a distant tree species [46] but no other researcher has described it. Other hypotheses can be proposed to explain the selective behavior towards tree species, such as a preference for species with sedative properties, which may promote better sleep, and/or antimicrobial properties because chimpanzees may injure themselves when fighting or walking in dense forest. It is also possible that chimpanzees favor tree species that allow them to avoid animal species that are detrimental to their good sleep quality (e.g. ants, snakes, bats, etc.). Finally, another alternative hypothesis, which will be tested and discussed in another study, is that they choose tree species with biomechanical features that can provide the most comfortable structure [47].

In this study, we compiled long term data about tree species used by a chimpanzee community for nesting. We gather published data regarding the knowledge and wisdom of indigenous people about leaves and bark of these species used in traditional medicine. In addition, we review studies that have tested the bioactive properties of these plants, focusing on potentially useful properties for nesting, such as repellent or sedative ones. However, it is important to consider that not all properties of a plant are systematically studied and that a medicinal plant rich in secondary compounds, has a greater probability of possessing active compounds not yet studied. It is possible that some molecules active on certain targets such as bacteria or parasites have a broader spectrum of activity and are also active on insects. In this regard, we present all medicinal uses and properties mentioned in the literature for leaves and bark which are the plant parts involved in the chimpanzee nests.

This study could be a first step towards a better understanding of chimpanzee selectivity in nesting behavior and its ability to understand and perhaps benefit from its environment. In parallel, this study could lead to the discovery of interesting plants that need to be investigated further for active molecules and biological properties useful for humans.

Determination and description of the tree species chosen for nesting by the Sebitoli chimpanzee community in Uganda and the abundant plant species in their habitat

We investigated the plant species selected by chimpanzees belonging to a community of about 100 wild individuals habituated to the human presence in the Sebitoli area, in the Kibale National Park, Uganda (795 km², 0°13–0°41 N; 30°19–30°32 E).

The national park is a mosaic of mid-altitude moist forest, secondary forest, grassland, swamps, plantations of *Eucalyptus* and pines [48]. The Sebitoli area, covering 25 km² in the Northern part of this protected area, is located between 1400 and 1500 m of altitude, and receives in average 1,700 mm of rain per year [49]. A satellite survey show that the chimpanzees territory is composed of regeneration forest (37%), degraded forest (28%), mature forest (21%), Terrestrial Herbaceous Vegetation (9%) and bushy/humid vegetation (6%) [50]. In the same publication, Bortolamiol and colleagues [50] identified 95 tree species within a total of 79 plots of 50 m² representing these different categories.

By analyzing long term data from the Sebitoli Chimpanzee Project (unpublished) collected from June 2017 to June 2019, we determined the 10 most frequently used tree species out of 42 species identified from 1081 nests. We compared them to a control lot of the 10 most frequent

species according to Bortolamiol and colleagues [50] census tree but not preferentially used by chimpanzees to nest (Table 3-1).

Table 3-1 List of the 20 species investigated for the bibliographical search according to their preferential use to nest and their abundance in the habitat.

	Family	Species	% used for nesting (Sebitoli Chimpanzee Project)	% presence in the Sebitoli home range [50]	Abundance rank in the Sebitoli home range [50]
Preferred to nest	Ebenaceae	*Diospyros abyssinica*	27.84	7.33	2
	Olacaceae	*Strombosia scheffleri*	18.67	3.42	8
	Rutaceae	*Vepris nobilis*	8.62	1.09	29
	Sapindaceae	*Lepisanthes senegalensis*	6.99	1.29	23
	Meliaceae	*Turraeanthus africanus*	5.79	0.27	60
	Euphorbiaceae	*Croton megalocarpus*	4.37	2.91	7
	Cannabaceae	*Celtis gomphophylla*	3.17	4.27	5
	Oleaceae	*Olea welwitschii*	2.29	0.55	50
	Myrtaceae	*Eucalyptus grandis*	1.97	10.39	1
	Oleaceae	*Noronhia africana*	1.75	1.18	25
Abundant but not preferred	Moraceae	*Trilepisium madagascariense*	0.55	2.42	10
	Sapotaceae	*Chrysophyllum albidum*	0.44	1.39	20
	Annonaceae	*Uvariopsis congensis*	0.33	3.42	8
	Euphorbiaceae	*Neoboutonia macrocalyx*	0.33	2.06	12
	Capparaceae	*Euadenia eminens*	0.33	1.67	15
	Apocynaceae	*Tabernaemontana pachysiphon*	0.11	2.03	13
	Leguminosae	*Newtonia buchananii*	0.11	1.76	14
	Cannabaceae	*Celtis africana*	0.11	1.64	16
	Meliaceae	*Carapa grandiflora*	0.00	3.85	6
	Cornaceae	*Alangium chinense*	0.00	1.36	21

The POWO database was used to access the accepted botanical name out of all synonyms available. Plant information on synonyms, description and distribution by cross-referencing tree records from several reference websites (GBIF; POWO; Prota; Tropical Plants Database) is available in Supplementary 1. We collected publications on (1) biological activities and if possible chemical analysis obtained after laboratory assays and (2) local knowledge from ethnomedicinal surveys for each part of the plant species from articles found through the Google Scholar search engine and the Prelude database (http://www.ethnopharmacologia.org/recherche-dans-prelude/). The bibliographical results concerning roots, fruits, seeds or others plant parts of the 20 tree species are available in Supplementary 2.

For the ethnomedicinal surveys, we examined the medicinal uses attributed to a plant part, how it was prepared and in which part of the world. For each part of the plant species, we grouped

the ailments treated in six broader medicinal categories such as circulatory and heart diseases, dermatological conditions, digestive troubles, locomotor problems, respiratory and reproductive disorders. When reporting the bio-properties for the part of the plant studied, we indicated the chemical solvents used to prepare the extracts and/or the isolated compounds and the experimental conditions for the assays (*in vitro* or *in vivo* with the animal model used). We first reviewed the ethnomedicinal and bioactive properties of the plant species and counted the total number of properties and ailments mentioned per plant part in order to obtain quantitative information to compare nesting tree species and abundant tree species. We focused our comments on the leaves and stem bark as these are the main parts used by chimpanzees to build a sleeping platform. When comparing the number of medicinal conditions treated or the number of bioactivities between species, we have integrated information from all parts of the plant, as it is possible that some effects are present in several plant parts but has only been tested in a few parts.

Ethnomedicinal and bioactive properties of tree species used by wild chimpanzees to build their nest habitat

Ten trees account for more than 80% of the built sleeping platforms, while they represent about 30% of the habitat. They belong to seven plant families, three of which are in the Olacaceae family. All are naturally occurring in Uganda, with the exception of *Eucalyptus grandis* which was planted around the park in the 1960s-1970s [51].

Diospyros abyssinica (Hiern) F.White (28 % nesting trees)

Local people in four African countries use *Diospyros abyssinica* (Hiern) F.White (Ebenaceae) to treat 16 medicinal conditions mainly digestive, reproductive and dermatological symptoms (Table 3-2 and Supplementary 2). We have found seven properties in the leaves and bark of the tree (Table 3-3), some corroborating local knowledge like the use of leaves and bark against malaria. Some bio-properties are reported in specific plant part and ethnomedicinal records showed the related ailment is treated with another part, like stem bark showing anthelmintic activity, but it is the roots that are used against worms in Mali.

Table 3-2 Ethnomedicinal uses of *Diospyros abyssinica* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DigD	stomach upsets	decoction	Uganda	[52]
	RepD	retained placenta (farms animals)	decoction	Uganda	[53]
		malaria	decoction	Mali	[54]
		snakebites	juice and mix	Zimbabwe	[55]
		sores	apply	Kenya	[56]
		ulcers	juice	Uganda	[57]
		wounds	decoction; apply	Mali; Uganda	[54]; [58]
Bark	DerD	ringworms	decoction	Kenya	[59]
		skin rashes	decoction	Kenya	[59]
	DigD	laxative	decoction	Kenya	[59]
		eye disorders (livestock)	crush and rehydrate	Kenya	[60]
		internal injuries	decoction	Kenya	[59]
		malaria (livestock)	crush and rehydrate; decoction	Kenya	[59,60]
		recurrent nightmares	under pillow	Kenya	[56]
		snakebites	juice and mix	Zimbabwe	[55]

DerD: dermatologist disorders, DigD: digestive disorders.

Table 3-3 Bioactive properties of *Diospyros abyssinica* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anti-malaria	EtOAc	parasites	[57]
	antioxidant	MeOH	*in vitro*	[61]
	larvicidal	DCM, MeOH	mosquitoes	[61]
Bark	anthelmintic	EtOAc	parasites	[62]
	anti-HIV	EtOAc	virus	[62]
	anti-leishmanial	EtOAc	parasites	[62]
	anti-malaria	EtOAc	parasites	[62]
	antimicrobial	EtOAc, MeOH	bacteria	[62]
	antioxidant	EtOH	*in vitro*	[63]

DCM: dichloromethane, EtOH: ethanol extract, EtOAc: ethyl acetate extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Strombosia scheffleri Engl. (19 % nesting trees)

Ethnomedicinal surveys from Tanzania and DRC mention *Strombosia scheffleri* Engl. (Oleaceae) mainly to treat digestive and reproductive diseases (Table 3-4). Antimicrobial properties have been demonstrated in extracts from the leaves and the bark (Table 3-5).

Table 3-4 Ethnomedicinal uses of *Strombosia scheffleri* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DigD	diarrhea	decoction	Tanzania	[64]
	RepD	hydrofoetalis	decoction	Tanzania	[64]
Bark		abdominal pain	crushed and drink	RDC	[65]

DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table 3-5 Bioactive properties of *Strombosia scheffleri* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	**antimicrobial**	EtOAc; DCM	bacteria	[62,64]
Bark	**antimicrobial**	EtOAc	bacteria	[62]

DCM: dichloromethane, EtOAc: ethyl acetate extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Vepris nobilis (Delile) Mziray (9 % nesting trees)

Vepris nobilis (Delile) Mziray (Rutaceae) is eaten by livestock in Kenya [66]. It is used in folk medicine of seven African societies with leaves and bark used in tick prevention and control on livestock in Kenya (Table 3-6). In addition, seven active properties are attributed to leaves and bark of the plant (Table 3-7). Some bio properties may explain the ethnomedical use, e.g the leaves in Tanzania and Ethiopia are used against fever and do show antipyretic properties. The bark in Kenya is used in the treatment of malaria and the ethyl acetate extract of the bark show *in vitro* antimalarial activity.

Table 3-6 Ethnomedicinal uses of *Vepris nobilis* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DerD	anthrax (farming animals)	mixed concoction	Ethiopia	[67]
	DigD	ascariose		Rwanda	[68]
		helminthiosis (flivestock)	drench with infusion	Uganda	[69]
	IR	**anti-tick** (farms animals)		Kenya	[70]
	LocD	arthritis	decoction	Kenya	[60]
	ResD	cough (cattle)	decoction	Ethiopia; Kenya	[67]; [71]
		pneumonia	decoction	Kenya	[60]
		tuberculosis		Uganda	[72]
		body cleanser	mixed decoction	Uganda	[52]
		contusion (donkeys)	mixed concoction	Ethiopia	[67]
		fever		Tanzania; Ethiopia	Watt & Breyer-Brandwijk, 1962 as cited by [73]; Hedberg et al., 1989 as cited by [74]
		headache	decoction; inhale steam	Kenya; Uganda	[75]; [76]
		internal diseases (domestic animals)		Ethiopia	[77]
		malaria	decoction	Kenya; Uganda	[78]; [57]
		pain		Tanzania; Ethiopia	Watt & Breyer-Brandwijk, 1962 as cited by [73]; Hedberg et al., 1989 as cited by [74]; [79]
		thinness (cattle)	decoction; crush and drink	Kenya; Ethiopia	[71]; [80]
Bark	IR	**anti-tick** (farms animals)		Kenya	[70]
	LocD	rheumatism	decoction	Kenya	[81]
	RepD	gonorrhea		South Africa	Watt & Breyer-Brandwijk, 1962 as cited by [73]
	ResD	expectorant	mastication/decoction	Kenya	[82]
		body cleanser	infusion	Kenya	[75]
		fever		Ethiopia	Hedberg et al., 1989 as cited by [74]
		malaria	decoction	Kenya	[66]
		pain		Ethiopia	Hedberg et al., 1989 as cited by [74]; [79]

DerD: dermatologist disorders, DigD: digestive disorders, IR: insect repellents, LocD: locomotive disorders, ResD: respiratory disorders. In bold, potentially interesting medicinal uses for nesting.

Table 3-7 Bioactive properties of *Vepris nobilis* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	analgesic	EtOH; Eoil; Hex	mice	[73]; [83]; [84]
	anti-inflammatory	EtOH; Hex	rats	[73]; [84]
	antimicrobial	Hex; Eoil; EtOAc, Hex, MeOH; furoquinoline alkaloids	bacteria, miracidia	[85,86]; vs [83]; [87,88]
	antipyretic	EtOH; Eoil; Hex	mice	[73]; [83]; [84]
	neuromuscular blocking	Eoil	rats	[83]
Bark	anti-malaria	EtOAc	parasites	[57]

Eoil: essential oil, EtOH: ethanol extract, EtOAc: ethyl acetate extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Lepisanthes senegalensis (Poir.) Leenh. (7 % nesting trees)

Fruits of *Lepisanthes senegalensis* (Poir.) Leenh. (Sapindaceae) are edible but the seeds and the leaves are reported to be poisonous to goats and the flowers poisonous to fish [89]. The leaves and the bark of the plant are used for medicinal purposes in various countries around the world (Table 3-8). Up to five active properties have been identified in the leaves and the stem (Table 3-9 and Supplementary 2) among them the analgesic property of the leaves and its use in Senegal to treat pain and wounds.

Table 3-8 Ethnomedicinal uses of *Lepisanthes senegalensis* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	CarD	anemia	decoction/infusion/maceration	Senegal	[90]
		coagulation problem		Senegal	[91]
		hemorrhoids		Senegal	[91]
	DigD	parasitosis		Senegal	[91]
	RepD	pregnancy/childbirth/breastfeeding and diseases of the newborn		Guinea-Bissau	[92]
	ResD	bronchitis and bronchopneumonia	decoction	Senegal	[93]
		asthenia	decoction/infusion/maceration	Senegal	[90]
		encephalitis	decoction/infusion/maceration	Senegal	[90]
		fatigue		Senegal	[91]
		pain		Senegal	[91]
		wound	decoction	Senegal	Eklu-Natey et al., 2012 as cited by [94]
Bark	DigD	diarrhea		Angola	[95]
		stomachache	decoction	India	[96]
	ResD	bronchitis and bronchopneumonia	decoction	Senegal	[93]

CarD: cardiovascular disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table 3-9 Bioactive properties of *Lepisanthes senegalensis* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	analgesic	H_20	rats	[97]
	anti-inflammatory	H_20	rats	[97]
	antimicrobial	EtOH	fungi	[98]
	antioxidant	EtOH; DCM, EtOAc, H_20, Hex	*in vitro*	[99]; [100]

DCM: dichloromethane, EtOH: ethanol extract, EtOAc: ethyl acetate extract, H_20: aqueous extract, Hex: hexane. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Turraeanthus africanus (Welw. ex C.DC.) Pellegr. (6 % nesting trees)

Turraeanthus africanus (Welw. ex C.DC.) Pellegr. (Meliaceae) leaves and bark are used as poison for fish [101]. This tree is commonly used in Cameroon for the treatment of more than 15 disorders (Table 3-10 and Supplementary 2) with the bark treating seven. Seven bioactive properties have been demonstrated in the bark but none in the leaves (Table 3-11). Interestingly,

a bark decoction is used in Ghana to treat malaria and the bark extract has shown anti-malaria property.

Table 3-10 Ethnomedicinal uses of Turraeanthus africanus leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Bark	CarD	cardiovascular diseases		Cameroon	[102]
	DigD	anthelmintic		Cameroon	[103]
		constipation		Cameroon	[102]
		intestinal worms		Cameroon	[102,104]
		headaches		Cameroon	[102]
		inflammatory		Cameroon	[102]
		malaria	mixed decoction	Ghana	[105]

CarD: cardiovascular disorders, DigD: digestive disorders.

Table 3-11 Bioactive properties of *Turraeanthus africanus* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Bark	anticoccidial	MeOH	cells	[106]
	anti-malaria	DCM-MeOH	parasites	[107]
	antimicrobial	DCM-MeOH	bacteria	[101,103]
	antioxidant	MeOH	guinea pigs, rats	[108]
	estrogenic	H_20	mice	[109]
	pesticide	crude*	beetles	[110]
	vasorelaxant	MeOH	guinea pigs, rats	[108]

*DCM: dichloromethane, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract, *the plant part was not extracted. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.*

Croton megalocarpus Hutch. (4 % nesting trees)

In East Africa, up to 29 medicinal properties have been associated to *Croton megalocarpus* Hutch. (Euphorbiaceae) by communities (Table 3-12) with seven attributed to the leaves and 17 to the bark. So far, anti-inflammatory, antinoceptive and antimicrobial properties have been found for the tree leaves and bark (Table 3-13).

Table 3-12 Ethnomedicinal uses of *Croton megalocarpus* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DigD	diarrhea		Kenya	[111]
		stomach problems		Kenya	[112]
	IR	**anti-ticks** (farms animals)	suspension	Kenya	[70]
	ResD	cough	concoction	Kenya	[113]
		pneumonia		Kenya	[112]
		respiratory condition		Kenya	[114]
		diabetes	decoction	Kenya	[115]
Bark	DerD	anthrax (livestock)	decoction	Kenya	[116]
	DigD	diarrhea	decoction	Kenya	[111,117]
		dysentery	decoction	Kenya	[117]
		intestinal worms	; maceration	Kenya; Tanzania	[118]; [119]
		stomach problems	; decoction	Kenya; Tanzania	[112]; [120]
		worms	decoction		[121]
	IR	**anti-ticks** (farms animals)	suspension	Kenya	[70]
	ResD	cold		Kenya	Gatachi, 1989, as cited by [122]
		coryza		Kenya	[118]
		cough	chew	Kenya	[123]
		pneumonia		Kenya	Gatachi, 1989, as cited by [122]; [112]
		pulmonary disorders	crush	Kenya	[113]
		whooping cough (farming animals)	maceration; decoction	Tanzania;	[119]; [121]
		abdominal problems	decoction	Tanzania	[124]
		east coast fever (livestock)	decoction	Kenya	[116]
		fever	soak; decoction in milk	Kenya; Tanzania	[122]; [124]
		malaria	decoction	Tanzania	[124]

DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, IR: insect repellent, ResD: respiratory disorders. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Table 3-13 Bioactive properties of *Croton megalocarpus* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anti-inflammatory	H_20, Hex, MeOH	enzymes	[125]
	antinoceptive	MeOH-DCM	mice	[122]
Bark	anti-inflammatory	H_20, Hex, MeOH	enzymes	[125]
	antimicrobial	Hex, MeOH	bacteria	[125]
	antinoceptive	MeOH-DCM	mice	[122]

DCM: dichloromethane, H_20: aqueous extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Celtis gomphophylla Baker (3 % nesting trees)

Celtis gomphophylla Baker (Cannabaceae) leaves are used in Angola as a fodder plant [126]. In Madagascar, the leaves are used to treat digestive disorders (Table 3-14). Up to seven bio-activities have been recognized for the leaves and bark (Table 3-15) in no relations with local knowledge previously mentioned.

Table 3-14 Ethnomedicinal uses of *Celtis gomphophylla* leaves.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DigD	colic	decoction	Madagascar	[127]
		diarrhea	decoction	Madagascar	[127]

DigD: digestive disorders.

Table 3-15 Bioactive properties of *Celtis gomphophylla* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anti-HIV	EtOAc, MeOH	virus	[62]
	antihypertensive	H_20; DCM	rats	[128]; [129]
	diuretic	H_20; DCM	rats	[128]; [129]
	MCH receptor inhibitory	EtOAc	receptors	[62]
	vaso-relaxing	H_20; DCM, MeOH	rats	[130]; [131]
Bark	anti-HIV	EtOAc, MeOH	virus	[62]
	antimicrobial	EtOAc	bacteria	[62]
	PPAR inhibitory	EtOAc	receptors	[62]

DCM: dichloromethane, EtOAc: ethyl acetate extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Olea welwitschii (Knobl.) Gilg & G.Schellenb. (2 % nesting trees)

In Ethiopia, two ethnomedicinal uses have been described in the leaves of *Olea welwitschii* (Knobl.) Gilg & G.Schellenb. (Oleaceae) (Table 3-16) and the use of stem smoke to repel insects (Supplementary 2). One bio-activity has been described in the plant, it is an anti-HIV activity for the ethyl acetate leaf extract (Table 3-17).

Table 3-16 Ethnomedicinal uses of *Olea welwitschii* leaves.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves		eye disease	squeeze, chew, smoke, grind, spit	Ethiopia	[132]
		headache	squeeze, chew, smoke, grind, spit	Ethiopia	[132]

Table 3-17 Bioactive properties of *Olea welwitschii* leaves.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anti-HIV	EtOAc	virus	[62]

EtOAc: ethyl acetate extract.

Eucalyptus grandis W.Hill ex Maiden (2 % nesting trees)

Eucalyptus grandis W.Hill ex Maiden (Myrtaceae) is a plant native of the humid subtropical and tropical regions of eastern Australia but it was planted around Kibale National Park in Uganda as a response to experiences of crop destruction by wildlife after serious degradation of the forest due to anthropogenic activities in the late 1960s and early 1970s [51]. Studies in ethnomedicinal knowledge of Ugandan people have shown that they use the leaves and bark as repellent and to treat various diseases especially associated with respiratory disorders (Table 3-18). Nine active bio properties have been demonstrated in the leaves and bark (Table 3-19) confirming the relevance of Ugandan and Congolese folk using it as repellent and pesticide.

Table 3-18 Ethnomedicinal uses of *Eucalyptus grandis* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	IR	**pesticide** (storage pest)	apply water or oil extract	Uganda	[133]
		repellent	apply water or oil extract	Uganda	[133]
	RepD	excessive bleeding	decoction	Uganda	[134]
		irregular and painful menstruation	decoction	Uganda	[134]
	ResD	chest pain	mixed decoction or steam	Uganda	[135]
		chills	mixed decoction	Uganda	[135]
		cough	decoction; mixed decoction or steam; chew;	Uganda	[136]; [57]; [58]; [135,137]
		sore throat	mixed decoction	Uganda	[135]
		tonsillitis	mixed decoction	Uganda	[135]
		tuberculosis	chew or decoction	Uganda	[136,138]
		ear ache	mixed decoction	Uganda	[135]
		fatigue	mixed decoction	Uganda	[135]
		fever	mixed decoction	Uganda	[135]
		insomnia	mixed decoction	Uganda	[135]
		runny nose	mixed decoction	Uganda	[135]
Bark	IR	**pesticide** (storage pets)	apply water or oil extract	Uganda	[133]
		repellent	apply water or oil extract	Uganda	[133]
	ResD	cough	decoction	Uganda	[76,137]

IR: insect repellent, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders. In bold, potentially interesting medicinal use for nesting.

Table 3-19 Bioactive properties of *Eucalyptus grandis* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	anthelminthic	growth regulators compounds	parasites, goat	[139]
	anti-cancer	Chl	mice	[140]
	antimicrobial	Eoil; ;DCM, H_20, MeOH	fungi, bacteria	[141]; [142]; [143]
	antioxidant	H_20	*in vitro*	[144]
	fumigant/repellent	Eoil; smoke*	roaches; mosquitoes	[145]; [146]
	larvicidal	Eoil; H_20	mosquitoes	[147]; [148]
	pesticide/insecticidal	smoke*; pieces*	mosquitoes; weevils	[146]; [149]
	phytotoxic	Eoil	seeds	[150]
Bark	antioxidant	MeOH-H_20	*in vitro*	[151]
	estrogenic	MeOH	receptors	[152]

*Chl: chlroform, DCM: dichloromethane, Eoil: essential oil, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract, *the plant part was not extracted. In bold, potentially interesting biological activity.*

Noronhia africana (Knobl.) Hong-Wa & Besnard (2 % nesting trees)

No ethnobotanical survey has been found mentioning *Noronhia africana* (Knobl.) Hong-Wa & Besnard (Oleaceae). Two bio activities are reported and concerned leaf and bark extracts (Table 3-20).

Table 3-20 Bioactive properties of *Noronhia africana* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anthelminthic	EtOAc, MeOH	parasites	[62]
Bark	**antimicrobial**	EtOAc	bacteria	[62]

EtOAc: ethyl acetate extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Ethnomedicinal and bioactive properties of tree species not used by chimpanzees for nesting but abundant in their habitat

Ten fairly common trees in the park (20% of the habitat) represent less than 3% of the nesting trees. They belong to ten different plant families. All tree species occur naturally in Uganda.

Carapa grandiflora Sprague (6th in the habitat)

We have not been able to find any ethnomedicinal studies or active properties mentioning *Carapa grandiflora* Sprague (Sapindaceae). At the exception of seeds oil that can be used as a substitute for Vaseline in DRC [153]. However close species from the genus *Carapa* have numerous uses in folk medicine and bio properties are attributed to them.

Uvariopsis congensis Robyns & Ghesq. (8th in the habitat)

We have not found any ethnomedicinal studies that cited *Uvariopsis congensis* Robyns & Ghesq. (Annonaceae). However, this plant is found in the habitat of Ugandan chimpanzees that consume it with prey meat [154] and two bio activities are registered for leaf and bark extracts (Table 3-21).

Table 3-21 Bioactive properties of *Uvariopsis congensis* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	anti-malaria	EtOAc, MeOH	parasites	[62]
	anti-HIV	EtOAc	virus	[62]
Bark	anti-malaria	EtOAc, MeOH	parasites	[62]
	anti-HIV	EtOAc, MeOH	virus	[62]

EtOAc: ethyl acetate extract, MeOH: methanol extract.

Trilepisium madagascariense DC. (10th in the habitat)

Trilepisium madagascariense DC. (Moraceae) is not toxic, and is even edible as the leaves cut into strips are domestically consumed as vegetable in Congo [155]. It is also known and used by local people to treat various disorders as leaves and bark are mentioned to help in 9 cases (Table 3-22). Three bio activities are attributed to extracts and isolated compounds of the leaves and bark of the plant (Table 3-23). Some ethnomedicinal knowledge and bio-properties converge: in Congo, leaves decoction is used in case of diabetes and aqueous extract is found to have antidiabetic effect in rats; in West Africa, the bark is used against diarrhea and the ethanolic extract of the same plant part shows anti-diarrheal property in mice.

Table 3-22 Ethnomedicinal uses of *Trilepisium madagascariense* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves		diabetes	decoction	Congo	[156]
Bark	CarD	hemorrhoids	mix decoction	Cameroon	[157]
	DerD	candidiasis	grind and insert	Ghana	[158]
	DigD	diarrhea		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [159]
		dysentery		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [159]
	LocD	arthritis		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [159]
		rheumatism		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [159]
	RepD	menstrual disorders		Benin	[160]
		venereal diseases/STDs		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [159]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, LocD: locomotive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table 3-23 Bioactive properties of *Trilepisium madagascariense* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	antidiabetic/hypoglycemic/anti-hyperglycemic	H_20, H_20-EtOH	rats	[161]
	antimicrobial	MeOH, compounds; MeOH	bacteria, fungi	[162]; [62]
Bark	anti-diarrheal	EtOH	mice	[159]
	antimicrobial	MeOH, compounds; EtOH	bacteria, fungi	[162]; [163,164]

EtOH: ethanol extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Neoboutonia macrocalyx Pax (12th in the habitat)

Ethnobotanical studies across Africa have shown 12 uses of the *Neoboutonia macrocalyx* Pax (Euphorbiaceae) bark by the local population for medicinal purposes (Table 3-24) or to protect against witchcraft in Uganda [165]; but it appears to cause kidney problems [166]. Anti-malaria and antimicrobial activities have been reported in leaf and bark extracts and compounds (Table 3-25) corroborating the ethnomedicinal uses of the bark against malaria in Kenya and Uganda.

Table 3-24 Ethnomedicinal uses of *Neoboutonia macrocalyx* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Bark	CarD	cardiac problem	decoction	Kenya	[166]
		high blood pressure	decoction	Kenya	[166]
	DerD	chicken pox	decoction	Kenya	[166]
	RepD	contraceptive	decoction	Kenya	[166]
	ResD	chest wounds	decoction	Kenya	[166]
		cough/cold	decoction	Kenya	[166]
		cholesterol	decoction	Kenya	[166]
		fever		Kenya	[167]
		headache		Kenya	[167]
		hypertrophy	decoction	Kenya	[166]
		malaria	decoction	Kenya; Uganda	[168]; [58]
		smallpox	decoction	Kenya	[166]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table 3-25 Bioactive properties of *Neoboutonia macrocalyx* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	anti-malaria	EtOAc, cycloartane triterpenes	parasites	[169]
Bark	anti-malaria	H_20, MeOH; compounds, EtOAc	parasites	[170]; [171]
	antimicrobial	terpenoids	bacteria, fungi	[172]

EtOAc: ethyl acetate extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity.

Tabernaemontana pachysiphon Stapf (13th in the habitat)

The *Tabernaemontana pachysiphon* Stapf (Apocynaceae) leaves and bark are cited for 12 dermatological, digestive and reproductive disorders in ethnomedicinal studies throughout African countries (Table 3-26). We have found out five activities including antimicrobial, antipyretic and antimalarial properties for leaf and bark extracts (Table 3-27). It may explain some of their frequent ethnomedicinal use against malaria in Kenya and fever in Nigeria. We may also emphasize the analgesic effect of the leaves and bark, parts used in Nigeria to treat different type of pains.

Table 3-26 Ethnomedicinal uses of *Tabernaemontana pachysiphon* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DerD	scabies	mix	Kenya	[173]
	DigD	gastrointestinal		Tanzania	[174]
		headache	infusion; infusion to wash	Nigeria; Kenya	[175]; [173]
		malaria		Kenya	[176]
		sores	apply	Nigeria	[175]
		wears	apply	Nigeria	[175]
Bark	CarD	hypertension		Nigeria	[175]
	DerD	scabies	bath with maceration	Nigeria	[175]
	DigD	gastrointestinal infections		Nigeria	[177]
	RepD	dysmenorrhea/painful menstruation		Nigeria	[177]
		painful breasts of lactating women	apply latex	Nigeria	[175,178]
		fever		Nigeria	[177]
		hyperglycemia		Nigeria	[177]
		malaria		Nigeria	[177]
		pains		Nigeria	[177]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table 3-27 Bioactive properties of *Tabernaemontana pachysiphon* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	analgesic	alkaloids	mice	[179]
	anti-malaria	H_20, MeOH	parasites	[176]
	antimicrobial	EtOH	bacteria	[180]
Bark	analgesic	MeOH	mice	[177]
	antimicrobial	alkaloids; EtOH	amoeba, bacteria	[181]; [182]
	antipyretic	MeOH	mouse	[177]

EtOH: ethanol extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Newtonia buchananii (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique (14th in the habitat)

The *Newtonia buchananii* (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique (Leguminosae) bark is reported to be used by local people to treat abscess and hernia (Table 3-28). One study has identified four bio properties of leaves extracts and isolated flavonoids compounds (Table 3-29).

Table 3-28 Ethnomedicinal uses of *Newtonia buchananii* bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Bark		abscess	cook, crush and apply	DRC	[183]
		hernia	decoction	Uganda	[184]

Table 3-29 Bioactive properties of *Newtonia buchananii* leaves.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	acetylcholinestrease enzyme inhibition	MeOH-DCM	*in vitro*	[185]
	anti-inflammatory	Ace, MeOH-DCM	cells	[185]
	antimicrobial	Ace, H_20, flavonoid, MeOH-DCM	bacteria	[185,186]
	antioxidant	Ace, MeOH-DCM	*in vitro*	[185]

Ace: acetone, DCM: dichloromethane, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Euadenia eminens Hook.fil. (15th in the habitat)

Euadenia eminens Hook.fil. (Capparaceae) is listed in the folk medicine of three African countries, mostly in Ghana and Ivory Coast (Table 3-30), where leaves and bark helped in the case of five disorders. Antimicrobial properties are attributed to leaves and bark methanolic extract (Table 3-31).

Table 3-30 Ethnomedicinal uses of *Euadenia eminens* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	CarD	anemia	decoction	Ivory Coast	[187]
		heartache	decoction	Ivory Coast	[187]
Bark	DigD	dysentery	drink	Tanzania	[120]
		impotence	decoction	Ghana	[188]
		waist pains	decoction	Ghana	[188]

CarD: cardiological disorders, DigD: digestive disorders.

Table 3-31 Bioactive properties of *Euadenia eminens* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Leaves	**antimicrobial**	MeOH	bacteria	[189]
Bark	**antimicrobial**	MeOH	bacteria	[189]

MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity.

Celtis africana Burm.fil. (16th in the habitat)

The leaves and bark of *Celtis africana* Burm.fil. (Ulmaceae) are used in six African countries for medicinal purposes (Table 3-32). In addition, studies have confirmed up to five properties in leaf and bark extracts of the plant (Table 3-33) with no direct relation to ethnomedicinal knowledge mentioned.

Table 3-32 Ethnomedicinal uses of *Celtis africana* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	DigD	indigestion (cattles)		Kenya	Kokwaro, 1976, as cited by [33]
	LocD	rheumatism	extract and apply	Ethiopia	[190,191]
		dactylitis	crush and tie	Ethiopia	[192]
		edema from trypanosomiasis (cattles)	apply	Mali	Larrat, 1939, as cited by [33]
		eyes disorders	apply	Nigeria	[193]
Bark	DigD	worms	decoction	Uganda	[57]
	RepD	syphilis	decoction	Uganda	[57]
	ResD	pulmonary problem			[194]
		sore throat	decoction/chew	South Africa	[195]
		cancer	infuse	South Africa	[196]
		discomfort	crush	Nigeria	[193]
		fever/febrifuge	crush	Nigeria	[193]
		headache	crush	Nigeria	[193]
		toothache	decoction drops	South Africa	[197]

DigD: digestive disorders, LocD: Locomotor disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table 3-33 Bioactive properties of *Celtis africana* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	anti-inflammatory	MeOH	chicks	[194]
	antimicrobial	Ace, DCM, Hex, MeOH; Hex	fungi, bacteria	[198]; [199]
	antioxidant	MeOH	*in vitro*; chicks	[200]; [194]
Bark	anti-malaria	EtOAc	parasites	[57]
	antimicrobial	MeOH	bacteria	[62]
	anti-HIV	EtOAc, MeOH	virus	[62]

Ace: acetone, DCM: dichloromethane, EtOAc: ethyl acetate extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Chrysophyllum albidum G.Don (20th in the habitat)

Local people of Benin and Nigeria use *Chrysophyllum albidum* G.Don (Sapotaceae): leaves to treat nine medicinal conditions and bark to treat nine (Table 3-24). Multiple studies have been conducted and confirmed eight bio properties related to the leaves and bark of the tree (Table 3-25). We can cite the antidiabetic property found in the ethanolic extract of the bark confirming the relevance of its use by Nigerian people to treat diabetes.

Table 3-34 Ethnomedicinal uses of *Chrysophyllum albidum* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	CarD	anemia	mixed decoction	Benin	[201]
		blood pressure	mixed decoction	Benin	[201]
	DerD	skin eruption		Nigeria	[202]
	DigD	diarrhea		Nigeria	[202]
		stomachache		Nigeria	[202]
	RepD	miscarriage	decoction	Nigeria	[203]
		malaria	mixed decoction; decoction	Benin; Nigeria	[201]; [204]
		smallpox	decoction	Benin	[201]
		ulcer	decoction	Benin	[201]
Bark	CarD	hemorrhoids		Nigeria	[205]
	ResD	asthma	mixed maceration	Nigeria	[206]
		cough	decoction	Benin	[201]
		avitaminosis	crush and drink	Benin	[201]
		dental decay	decoction	Benin	[201]
		diabetes	decoction;	Nigeria	[207];[208]
		icterus/jaundice	decoction	Benin	[201]
		malaria		Nigeria	[202]
		yellow fever	mixed decoction;	Benin; Nigeria	[201]; [202]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table 3-35 Bioactive properties of *Chrysophyllum albidum* leaves and bark.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	antidiabetic/hypoglycemic/ anti-hyperglycemic	EtOH	rats	[209,210]
	antimicrobial	H_20, MeOH; Eoil; EtOH; MeOH	bacteria, fungi	[211,212]; [213]; [214]; [62]
	antioxidant	EtOH; Eoil	rats, *in vitro;* *in vitro*	[210,215]; vs [213]
	antiplatelet	EtOH	rats	[209]
	hepatoprotective	EtOH	rats	[216]
	reproductive functions	EtOH	female rats; male rats	[217]; [218]

Chl: chloroform, EtOH: ethanol extract, Eoil: essential oil, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Alangium chinense (Lour.) Harms (21st in the habitat)

Most ethnomedicinal knowledge comes from China and Africa and it shows that *Alangium chinense* (Lour.) Harms. (Alangiaceae) leaves and bark of the plant are used to treat eight disorders (Table 3-36) but the bark appears to be strongly toxic according to the Mbuti Pygmies in DRC (as cited in Prelude Database). Active biological properties have been demonstrated in leaves but not its bark (Table 3-37) including fumigant and contact toxicity of hexane extract of leaves against *Tribolium castaneum.* Even if leaves show antimalarial effect, we have no reports of indigenous people using it to treat that condition.

Table 3-36 Ethnomedicinal uses of *Alangium chinense* leaves and bark.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Leaves	CarD	anemia	infusion	Uganda	[76]
	RepD	miscarriage	infusion	Uganda	[76]
		pain		China	Su, 1978, as cited in [219]
		relaxant		China	Su, 1978, as cited in [219]
Bark	DerD	psoriasis	bath with maceration	RDC	[183]
	ResD	tubercolisis		Uganda	[138]
		anaplasmosis	mixed decoction	Tanzania	[119]
		elephantiasis	drink maceration	RDC	[183]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders. In bold, potentially interesting medicinal use for nesting.

Table 3-37 Bioactive properties of *Alangium chinense* leaves.

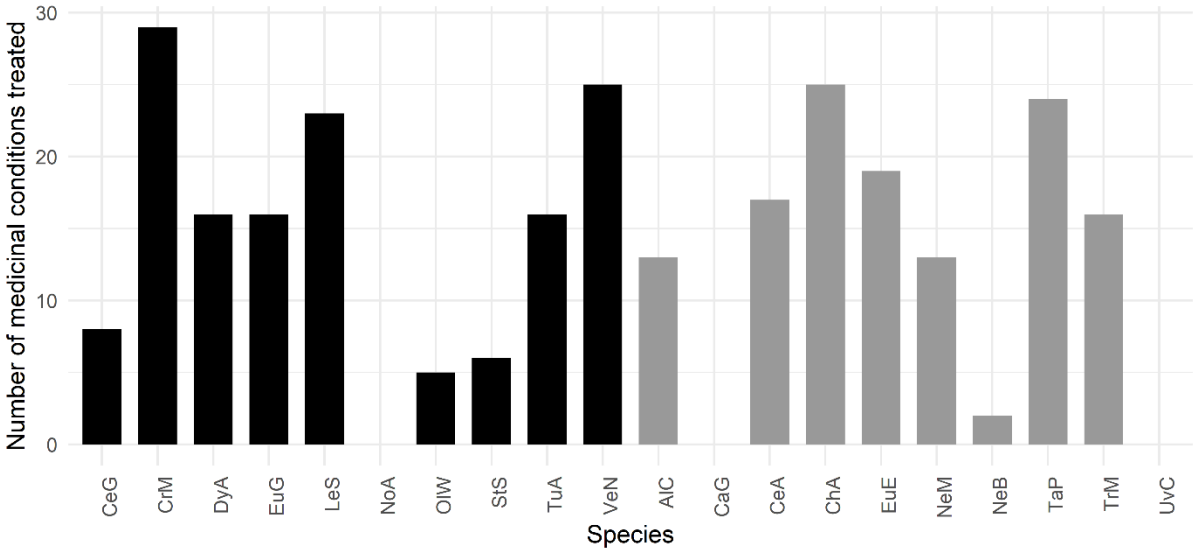
Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Leaves	anti-malaria	MeOH, DCM	parasites	[220]
	fumigant/repellent	Hex	beetles	[221]
	pesticide/insecticidal	Hex	beetles	[221]
Roots	anti-inflammatory	phenolic glycosides	cells	[222]
	antimicrobial	phenolics	virus	[223–225]
	antioxidant	phenolics	*in vitro*	[223,225]

DCM: dichloromethane, Hex: hexane, MeOH: methanol extract. In bold, potentially interesting biological activity for nesting.

Comparative ethnomedicinal and bioactive properties of tree species used to build nest by Sebitoli chimpanzees and abundant in their habitat

Overall, the number of medicinal conditions treated according to folk knowledge do not significantly differ between nesting and abundant tree species (mean: 14.4 vs 12.9, t-test, t = -0.36, df = 18, *p-value* = 0.7261). The variation in medical conditions treated per tree is large, ranging from 0 to 29 for nesting tree species and 0 to 25 for abundant tree species (Figure 3-1). Some tree species are well documented, and are cited in various countries giving rise to numerous ailments treated with possibly different preparations involved. The tree species which is attributed the most ethnomedicinal uses is the abundant tree *Chlorophyllum albidum,* followed by the two nesting trees *Croton megalocorpus* and *Vepris nobilis*.

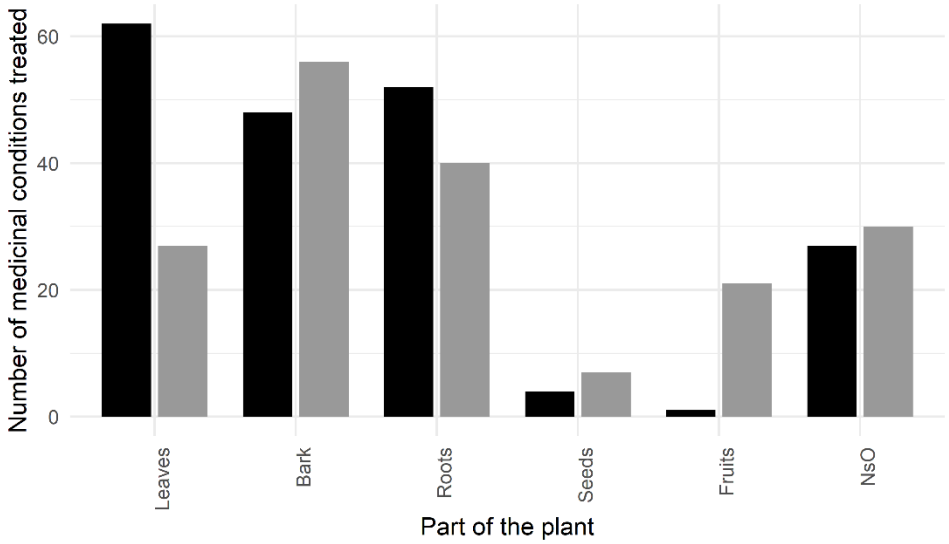
Figure 3-1 Barplot of the number of medicinal conditions treated per tree.



Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat. CeG: Celtis gomphophylla, CrM: Croton megalocarpus, DyA: Diospyros abyssinica, EuG: Eucalyptus grandis, LeS: Lepisanthes senegalensis, NoA: Noronhia africana, OlW: Olea welwitschii, StS: Strombosia scheffleri, TuA: Turraeanthus africanus, VeN: Vepris nobilis, AlC: Alangium chinense, CaG: Carapa grandiflora, CeA: Celtis africana, ChA: Chrysophyllum albidum, EuE: Euadenia eminens, NeM: Neoboutonia macrocalyx, NeB: Newtonia buchananii, TaP: Tabernaemontana pachysiphon, TrM: Trilepisium madagascariense, UvC: Uvariopsis congensis.

In terms of potential repellent/fumigant properties of plants, *Eucalyptus grandis* leaves are applied as a pesticide against storage pests or as a repellent in South Uganda [133]. *Olea welwitschii* stem is smoked to repel Culicidae and Diptera insects in the Ethiopian Oromo ethnic group [226]. The leaves and bark of *Croton megalocarpus* and *Vepris nobilis* are used as tick prevention on livestock in the Kenyan Bukusu community [70]. No abundant tree species are reported to be used as a repellent or pesticide (Figure 3-2).

Figure 3-2 Barplot of the number of medicinal conditions treated per part of the plant according to the type of trees.



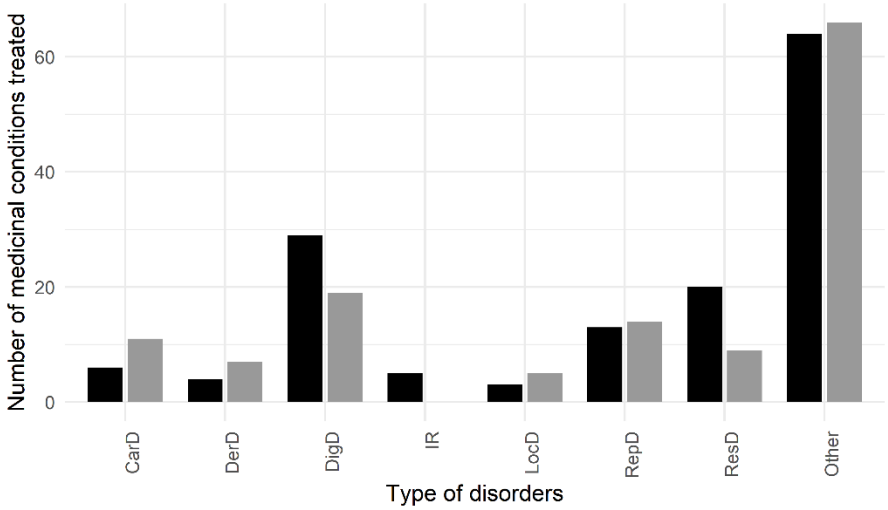
Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat.

No direct reference has been made to any sleep-inducing use on any species. But we found several mentions of uses to treat pain or sores that may favor sleep in three nesting and two abundant tree species. Indeed, the leaves of *Diospyros abyssinica* are mentioned to be applied in Kenya when sores [56]. The leaves and bark of *Vepris nobilis* are used to treat pain in Tanzania [73] and in Ethiopia [74,79]. In Senegal, they use the leaves of *Lepisanthes senegalensis* to alleviate pain [97]. In China, the leaves of *Alangium chinense* are used against

pain and as relaxant [219], when in Nigeria, the leaves of *Tabernaemontana pachysiphon* are applied when sores [175].

The leaves and bark (parts used in the nesting process), are assigned the most important ethnomedicinal uses in this study (Figure 3-3). Interestingly, the proportion of medicinal uses is greater in leaves of nesting compared to abundant tree species (proportion 0.43 vs 0.21, two-proportions z-test, t = 14.17, df = 1, *p-value* = 0.0002).

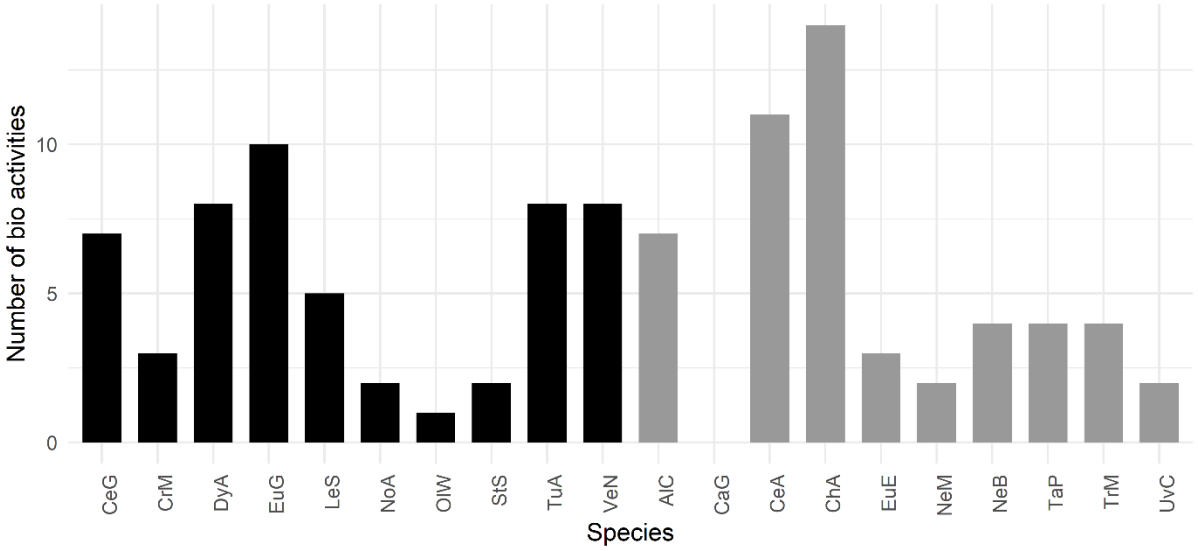
Figure 3-3 Barplot of the number of medicinal conditions treated per disorders according to the type of trees.



Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat. CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, IR: insect repellents, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Ethnomedical knowledge does not always correlate well with recognized bioactive properties. We assume that this is probably because of the lack of studies that have actually tested the activity and not the lack of activities of the plant. For example, *Carapa grandiflora*, although it belongs to an intensively studied genus with many attributed biological activities, has not yet been studied for its properties. In total, preferred nesting tree species have a similar number of biological activities compared to those attributed to abundant tree species (mean: 5.4 vs 5.1, t-test, t = -0.18, df = 16.5, *p-value* = 0.8629). The variation per tree is large, ranging from 1 to 10 for nesting trees and 0 to 14 for trees not used by chimpanzees (Figure 3-4).

Figure 3-4 Barplot of the number bio activities per tree.



Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat. CeG: Celtis gomphophylla, CrM: Croton megalocarpus, DyA: Diospyros abyssinica, EuG: Eucalyptus grandis, LeS: Lepisanthes senegalensis, NoA: Noronhia africana, OlW: Olea welwitschii, StS: Strombosia scheffleri, TuA: Turraeanthus africanus, VeN: Vepris nobilis, AlC: Alangium chinense, CaG: Carapa grandiflora, CeA: Celtis africana, ChA: Chrysophyllum albidum, EuE: Euadenia eminens, NeM: Neoboutonia macrocalyx, NeB: Newtonia buchananii, TaP: Tabernaemontana pachysiphon, TrM: Trilepisium madagascariense, UvC: Uvariopsis congensis.

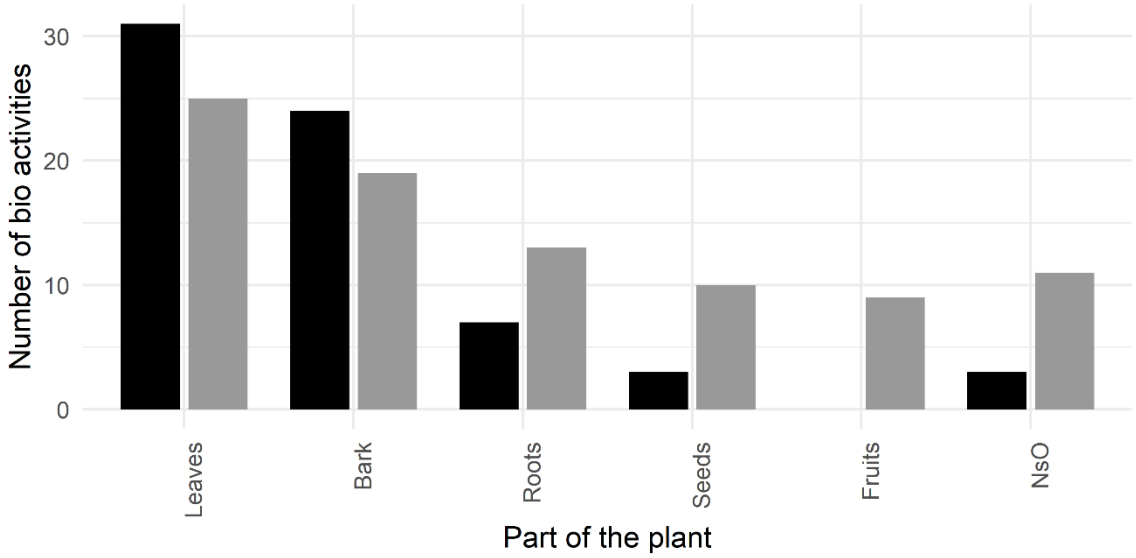
Antimicrobial activity is usually tested *in vitro* with a relatively simple and well documented method, which probably explains why it is the most tested and confirmed activity in at least one plant part of 17 from the 20 tree species in this study. The leaves and/or bark (parts used in the nesting behavior) of almost all tree species show antibacterial and/or antifungal activities at the exception of the two nesting tree species *Olea welwitschii* and *Noronhia africana*, and the three abundant tree species not used for nesting *Alangium chinense*, *Carapa grandiflora* and *Uvariopsis congensis*.

As for the repellent/pesticide aspect, few studies have decided to test these properties. Leaf extracts of *Diospyros abyssinica* show larvicidal activity against the mosquitoes *Culex quinquefasciatus* and *Anopheles gambiae* but not against *Aedes aegypti* [61]. *Eucalyptus grandis* leaf extracts or essential oil demonstrate repellent, larvicidal and pesticide properties on mosquitoes, roaches and weevils [145–147,149]. *Turrantheus africanus* expresses pesticide capacity against the beetles *Sitophilus zeamais* and *Calusobruchus maculatus* [110]. The abundant tree species *Alangium chinense* also shows repellent or insecticidal property with the hexane leaf extract against the beetle *Tribolium castaneum* [221]. No reference has been made to the sedative properties on any species. But analgesic properties are observed when given to

rats or mice with extracts of *Vepris nobilis* leaves and bark [73,87, 84]; with the aqueous extract of *Lepisanthes senegalensis* leaves [97]; with extracts of *Croton megalocarpus* leaves and bark [122]; with alkaloids from the leaves [179] and methanolic extracts of the bark of *Tabernaemontana pachysiphon* [177].

Interestingly, leaves and stem bark show the most biological activities, especially for trees preferentially used by the chimpanzees to nest (Figure 3-5). We count 55 biological activities associated with the leaves and bark of nesting tree species, compared to 44 for abundant tree species. Interestingly, the proportion of biological activities is greater in leaves of nesting compared to abundant tree species (proportion 0.51 vs 0.89, two-proportions z-test, t = 16.34, df = 1, *p-value* < 0.0001).

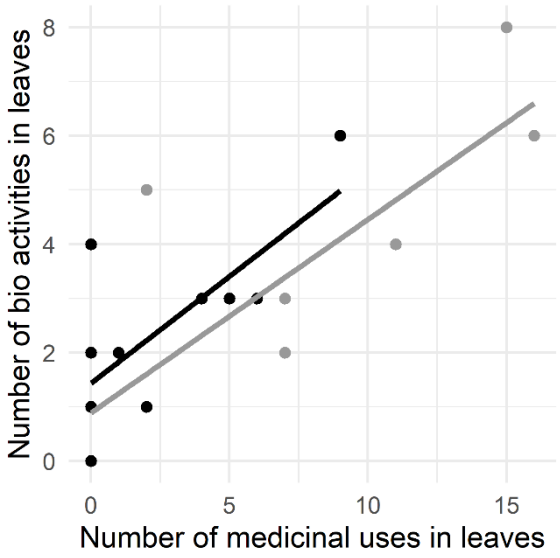
Figure 3-5 Barplot of the number bio activities per part of the plant according to the type of trees.



Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat.

As some bio-activities are investigated in consequence of medicinal uses mentioned by ethnomedicinal records, there is a linear correlation between the number of bioactivities found and the number of medicinal uses but it is small (R^2-adjusted = 0.22, *p-value* = 0.02).
Regarding the leaves, relatively more bio-activities are found in nesting tree species compared to abundant tree species when taking into account the number of medicinal uses attributed to the plant (Figure 3-6).

Figure 3-6 Linear regressions of the number bio activities compared to the number of medicinal uses in leaves according to the type of trees.



Black: trees used by Sebitoli chimpanzees to nest, grey: abundant trees present in Sebitoli chimpanzees' habitat.

This observation could mean a greater number of secondary compounds in total and therefore a greater likelihood of repellent or anti-pathogens compounds for nesting tree species. The fact that wild chimpanzees select trees for their medicinal properties is not confirmed by this bibliographical survey but this preliminary work is encouraging to further test the hypothesis suggested by Janzen and Montgomery [3] and echoed by Wrangham and his colleagues [5,32,227] and Huffman's work [27,28]. They have investigated plant selection in response to parasite infection and gastrointestinal disorders and found strong similarities between African great apes and humans [5,6,28]. It has been suggested that a closer look at how animals consume natural plant products could provide novel insights on new viable strategies without the possibility of chemoresistance [27,228,229]. In addition, repellent products will potentially be useful to a wider range of individuals, as vectors living in the tropics are likely to expand under climate change by acclimatizing to the new warm and humid conditions predicted by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). This bio-mimetism strategy has already been implemented by communities. Indeed, the Batooro, a forest people who have been neighbors of the chimpanzees for centuries in the Kibale Park in Uganda, have recognized that they have copied and borrowed some of the chimpanzees' behavior and medicinal uses [230]. Similarly, in Vietnam, elephant caretakers appear to have developed some medicinal knowledge inspired by the self-medicating behavior of elephants [231].

A final bias of this study is the dose-response relationship, as some medicinal properties, including repellent ones, are effective at certain concentrations [232,233]. In this respect, it is possible that some biological activities found in plant extracts or compounds are not effective for chimpanzees in their nests. In addition, it is also possible that chimpanzees eat part of the tree while inside the nest, but no such reports have been published, except in orangutans. Indeed, Mackinnon (1974) has on few occasions witnessed individuals feeding directly on leaves or shoots from their nests or from overhanging branches within reach. In a neighboring community, Krief (2003) has observed chimpanzees during the day, outside their nest, occasionally eating from the bark of *Diospyros abyssinica, Olea welwitschii* and the leaves of *Celtis gomphophylla, Uvariopsis congensis, Celtis africana, Trilepsium madagarienscience* and *Strombosia schffleri.*

Conclusion

The 20 tree species present in the environment of the Sebitoli Ugandan chimpanzees have a large number of medicinal uses according to traditional African medicine documented in the literature, particularly for the leaves and bark. At the same time, some of these tree species have been well studied and show numerous biological activities (sometimes inspired by and validating ethnomedical knowledge according to the authors). Although the overall number of medicinal conditions treated and the bioactive properties are broadly the same between the two sets of trees we compare, we are able to show that proportionally, the leaves of tree species used for nesting are more frequently cited in ethnomedicinal records (0.43 vs 0.21). Their extracts have also shown more biological activities (0.89 vs 0.51) compared to tree species abundant in the forest but not used by chimpanzees. Interestingly, all four tree species used as a repellent or insecticide in the communities are tree species selected by chimpanzees to nest. Three nesting tree species have been tested and found to have repellent, larvicidal or pesticide activities against a variety of insects. In parallel, a single abundant tree species not used for nesting has been studied and found to have fumigant and insecticidal properties against beetles. It appears that chimpanzees may choose more repellent tree species, but further research is needed to statistically test these results. No direct references are made to the sedative properties or sleep-inducing uses on any species. But four nesting tree species and two abundant tree species show uses to treat pain and/or analgesic activities related to their leaves and bark that may indirectly favor sleep. In addition, *in vitro* active bio-properties need to be verified in a *in vivo* context in the future. As for the microbial activity, 8 out of 10 tree species used for nesting by the

chimpanzees have leaves and/or bark with antifungal and/or antibacterial properties (7 out of 10 species for abundant trees not preferred for nesting). This shows that the majority of tree species in Kibale National Park of Uganda have antimicrobial activities and that no clear selection in regard of the anti-pathogen activity can be deduced. This study only reports existing and tested properties, so the absence of a studied property does not mean that the property itself has no effect.

The original aim of this study is to use the ethnopharmacological record to explain part of the chimpanzee selectivity. Other factors such as the biomechanical features of the tree species itself may have an influence on the tree species chosen. More difficult to estimate, but it is possible that chimpanzees avoid tree species that host potentially disturbing animal species, or that smell bad, e.g. *Celtis africana* has a foul smell according to the field assistants. Further research could focus on testing these potential complementary hypotheses. In the chimpanzee communities studied, there were no reports of material being added from a distant tree, which may indicate that individuals can find everything they need in their chosen tree species. However, numerous proofs of culture have emerged in recent decades where chimpanzees from a certain community show typical behavior not shared with neighboring communities [235–237]. In this respect, the study of the nesting behavior of one community is not representative of all communities. So, this type of study should be done in other communities and even more so in different chimpanzee sub-species, in different biotopes with different vegetation.

Although the goal of fully explaining chimpanzee selectivity is not achieved, it contributes to the idea that zoopharmacognosy could be the starting point for studies that will benefit humans. In this review, we have not investigated plants ingested by animals but plants used externally, which are less studied. In this regard, it will be interesting to test the repellent activities of nesting tree species, which seem to be quite rich in secondary compounds that have yet to be identified. Overall, these results highlight the importance of protecting both plant and animal species, which could guide public health, in order to find a new source of natural repellent.

Authors' contributions

S.K, E.P and E.A conceived the research. CL, S.K and E.P conceived the paper. C.L conducted the literature review, drafted the manuscript. S.K organized the long-term data collection and A.A coordinated the field teams. E.A and A.A offered administrative and technical support. All authors read and revised the manuscript and approved the submitted version of the paper. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Acknowledgements

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority, Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research at Sebitoli in Kibale NP, Uganda. We offer profound thanks to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project, the field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project: Charles Twesige, Deogratius Kiomuhangi, Edward Kalyegira, Emmanuel Balinda, John Koojo, John Kakonge, Joseph Alinaitwe, Nelson Tugume and Wilson Muzahura. Finally, we thank Aubane Renard for her help in some of the bibliography search.

References

1. de Roode JC, Lefèvre T, Hunter MD. Self-medication in animals. Science (80-). 2013;340:150–1.
2. Singer MS, Mace KC, Bernays EA. Self-medication as adaptive plasticity: Increased ingestion of plant toxins by parasitized caterpillars. PLoS One. 2009;4.
3. Janzen DH, Montgomery GG. Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates. Ecol arboreal folivores. 1978. p. 73–84.
4. Castella G, Chapuisat M, Christe P. Prophylaxis with resin in wood ants. Anim Behav. 2008;75:1591–6.
5. Wrangham RW. Relationship of chimpanzee leaf-swallowing to a tapeworm infection. Am J Primatol. 1995;37:297–303.
6. Huffman MA. Current evidence for self-medication in primates: a multidisciplinary perspective. Am J Phys Anthropol Off Publ Am Assoc Phys Anthropol. 1997;104:171–200.
7. Baker M. Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (Cebus capucinus). Am J Primatol. 1996;38:263–70.
8. Alfaro JWL, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan SJ, Phillips KA, Falotico T, et al. Anointing variation across wild capuchin popultions : a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in Cebus and Sapajus. Almer J Primatol. 2012;74:299–314.
9. Clark L, Mason JR. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European Starling. Oecologia. 1985;67:169–76.
10. Petit C, Hossaert-McKey M, Perret P, Blondel J, Lambrechts MM. Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. Ecol Lett. 2002;5:585–9.
11. Mansouri I, Ousaaid D, Squalli W, Douini I, Mounir M, El Agy A, et al. Nest building, dimension, and selection of aromatic and medicinal twigs to repel ectoparasites in the European turtle dove. J Anim Behav Biometeorol. 2021;9:2133.

12. Clark L. The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings. Bird–parasite Interact Ecol Evol Behav. Oxford Uni. Oxford; 1991. p. 205–21.
13. Wimberger PH. The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. Auk. 1984;101:615–8.
14. Duke JA. The green pharmacy herbal handbook: your everyday reference to the best herbs for healing. Macmillan. 2002.
15. Hemmes RB, Alvarado A, Hart BL. Use of California bay foliage by wood rats for possible fumigation of nest-borne ectoparasites. Behav Ecol. 2002;13:381–5.
16. Suárez-Rodríguez M, López-Rull I, Garcia CMÍ. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: New ingredients for an old recipe? Biol Lett. 2013;9:10–2.
17. Shumaker RW, Walkup KR, Beck BB. Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals. JHU Press. 2011.
18. Goodall J. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Ann N Y Acad Sci. 1962;102:455–67.
19. Goodall J. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Anim Behav Monogr. 1968;1:161-IN12.
20. Lodwick JL, Borries C, Pusey AE, Goodall J. From nest to nest - Influence of ecology and reproduction on the active period of adult Gombe chimpanzees. Am J Primatol. 2004;64:249–60.
21. Brownlow AR, Plumptre AJ, Reynolds V, Ward R. Sources of variation in the nesting behavior of chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) in the Budongo Forest, Uganda. Am J Primatol. 2001;55:49–55.
22. Furuichi T, Hashimoto C. Botanical and topographical factors influencing nesting-site selection by chimpanzees in Kalinzu Forest, Uganda. Int J Primatol. 2004;25:755–65.
23. Stewart FA, Pruetz JD, Hansell MH. Do chimpanzees build comfortable nests? Am J Primatol. 2007;69:930–9.
24. Stanford CB, O'Malley RC. Sleeping tree choice by Bwindi chimpanzees. Am J Primatol. 2008;70:642–9.
25. Kuswanda W, Harahap RH, Alikodra HS, Sibarani R. Nest characteristics and populations of Tapanuli Orangutans in the conflict areas, Batangtoru Landscape, North Sumatra, Indonesia. Biodiversitas J Biol Divers. 2020;21.
26. Rothman JM, Pell AN, Dierenfeld ES, Mccann CM. Plant choice in the construction of night nests by gorillas in the Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. Am J Primatol. 2006;68:361–8.
27. Huffman MA. Self-medicative behavior in the African great apes: an evolutionary perspective into the origins of human traditional medicine. Bioscience. 2001;51:651–61.
28. Huffman MA. Animal self-medication and ethno-medicine: exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. Proc Nutr Soc. 2003;62:371–81.
29. Rodriguez E, Wrangham RW. Zoopharmacognosy: the use of medicinal plants by animals. In: Downum KR, Romeo JT, Stafford HA, editors. Phytochem Potential Trop Plants Recent Adv Phytochem vol 27. Springer. Boston, MA; 1993. p. 91–120.

30. Krief S, Huffman MA, Sévenet T, Hladik CM, Grellier P, Loiseau PM, et al. Bioactive properties of plant species ingested by chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) in the Kibale National Park, Uganda. Am J Primatol. 2006;68:51–71.
31. Krief S, Martin MT, Grellier P, Kasenene JM, Sévenet T. Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. Antimicrob Agents Chemother. 2004;48:3196–9.
32. Krief S, Thoison O, Sévenet T, Wrangham RW, Lavaud C. Triterpenoid saponin anthranilates from Albizia grandibracteata leaves ingested by primates in Uganda. J Nat Prod. 2005;68:897–903.
33. Krief S, Hladik CM, Haxaire C. Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. J Ethnopharmacol. 2005;101:1–15.
34. Keita MB, Hamad I, Bittar F. Looking in apes as a source of human pathogens. Microb Pathog. Elsevier Ltd; 2014;77:149–54.
35. Keita AK, Socolovschi C, Ahuka-Mundeke S, Ratmanov P, Butel C, Ayouba A, et al. Molecular evidence for the presence of Rickettsia felis in the feces of wild-living African apes. PLoS One. 2013;8:1–7.
36. Krief S, Escalante AA, Pacheco MA, Mugisha L, André C, Halbwax M, et al. On the diversity of malaria parasites in African apes and the origin of Plasmodium falciparum from bonobos. PLoS Pathog. 2010;6.
37. Raulino R, Thaurignac G, Butel C, Villabona-Arenas CJ, Foe T, Loul S, et al. Multiplex detection of antibodies to chikungunya, o'nyong-nyong, zika, dengue, west nile and usutu viruses in diverse nonhuman primate species from Cameroon and the Democratic Republic of Congo. PLoS Negl Trop Dis. 2021;15:1–20.
38. Wack AN, Holland CJ, Lopez JE, Schwan TG. Suspected Lyme borreliosis in a captive adult chimpanzee (Pan troglodytes). J Zoo Wildl Med. 2015;423–6.
39. Chakraborty S, Sander WE, Allan BF, Andrade FC. Retrospective study of Kyasanur forest disease and deaths among nonhuman primates, India, 1957-2020. Emerg Infect Dis. 2021;27:1969–73.
40. Herbert A, Boundenga L, Meyer A, Moukodoum DN, Okouga AP, Arnathau C, et al. Malaria-like symptoms associated with a natural Plasmodium reichenowi infection in a chimpanzee. Malar J. Malaria Journal; 2015;14:220.
41. Rich SM, Licht MC, Hudson RR, Ayala FJ. Malaria's eve: evidence of a recent population bottleneck throughout the world populations of Plasmodium falciparum. Proc Natl Acad Sci U S A. 1998;95:4425–30.
42. Haddow AJ, Ssenkubuge Y. The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. IX. Further studies on the biting behaviour of an outdoor population of the Anopheles gambiae Giles complex. Bull Entomol Res. 1973;62:407–14.
43. Stewart FA. Brief communication: why sleep in a nest? Empirical testing of the function of simple shelters made by wild chimpanzees. Am J Phys Anthropol. 2011;146:313–8.
44. Maia MF, Moore SJ. Plant-based insect repellents: a review of their efficacy, development and testing. Malar J. 2011;10:1–14.
45. Samson DR, Muehlenbein MP, Hunt KD. Do chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) exhibit sleep related behaviors that minimize exposure to parasitic

arthropods? A preliminary report on the possible anti-vector function of chimpanzee sleeping platforms. Primates. 2013;54:73–80.
46. Reynolds V. Chimpanzees of the Budongo forest. Primate Behav F Stud monkeys apes. 1965. p. 368–424.
47. Samson DR, Hunt KD. Chimpanzees preferentially select sleeping platform construction tree species with biomechanical properties that yield stable, firm, but compliant nests. PLoS One. 2014;9.
48. Chapman CA, Lambert JE. Habitat alteration and the conservation of African primates : case study of Kibale National Park, Uganda. Am J Primatol. 2000;50:169–85.
49. Struhsaker TT. Ecology of an African rain forest: logging in Kibale and the conflict between conservation and exploitation. University Press of Florida; 1997.
50. Bortolamiol S, Krief S, Jiguet F, Pali-brk M, Rwaburindore P, Kasenene JM, et al. Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda). Int Cartogr Conf. 2013.
51. Kasenene JM. Impact of exotic plantations and harvesting methods on the regeneration of indigenous tree species in Kibale forest, Uganda. Afr J Ecol. 2007;45:41–7.
52. Tugume P, Kakudidi EK, Buyinza M, Namaalwa J, Kamatenesi-Mugisha M, Mucunguzi P, et al. Ethnobotanical survey of medicinal plant species used by communities around Mabira Central Forest Reserve, Uganda. J Ethnobiol Ethnomed. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine; 2016;12:5.
53. Nabukenya I, Rubaire-Akiiki C, Olila D, Ikwap K, Höglund J. Ethnopharmacological practices by livestock farmers in Uganda: survey experiences from Mpigi and Gulu districts. J Ethnobiol Ethnomed. 2014;10:9.
54. Maiga A, Malterud KE, Diallo D, Paulsen BS. Antioxidant and 15-lipoxygenase inhibitory activities of the Malian medicinal plants Diospyros abyssinica (Hiern) F. White (Ebenaceae), Lannea velutina A. Rich (Anacardiaceae) and Crossopteryx febrifuga (Afzel) Benth. (Rubiaceae). J Ethnopharmacol. 2006;104:132–7.
55. Nafiu MO, Salawu MO, Kazeem MI. Antioxidant activity of African medicinal plants. Med. Plant Res. Africa Pharmacol. Chem. Elsevier Inc.; 2013.
56. Otieno NE, Analo C. Local indigenous knowledge about some medicinal plants in and around Kakamega forest in western Kenya. F1000Research. 2012;1:1–16.
57. Lacroix D, Prado S, Kamoga D, Kasenene JM, Namukobe J, Krief S, et al. Antiplasmodial and cytotoxic activities of medicinal plants traditionally used in the village of Kiohima, Uganda. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2011;133:850–5.
58. Namukobe J, Kasenene JM, Kiremire BT, Byamukama R, Kamatenesi-Mugisha M, Krief S, et al. Traditional plants used for medicinal purposes by local communities around the Northern sector of Kibale National Park, Uganda. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2011;136:236–45.
59. Okello S V, Nyunja RO, Netondo GW, Onyango JC. Ethnobotanical study of medicinal plants used by Sabaots of Mt.Elgon Kenya. African J Tradit Complement Altern Med. 2010;7:1–10.

60. Kigen G, Kamuren Z, Njiru E, Wanjohi B, Kipkore W. Ethnomedical survey of the plants used by traditional healers in Narok County, Kenya. Evidence-Based Complement Altern Med. 2019;2019:1–8.
61. Diallo D, Marston A, Terreaux C, Toure Y, Paulsen BS, Hostettmann K. Screening of malian medicinal plants for antifungal, larvicidal, molluscicidal, antioxidant and radical scavenging activities. Phyther Res. 2001;15:401–6.
62. Krief S. Métabolites secondaires des plantes et comportement animal: surveillance sanitaire et observations de l'alimentation des chimpanzés (Pan troglodytes schweinfurthii) en Ouganda. Activités biologiques et étude chimique de plantes consommées. 2003.
63. Omosa LK, Amugune B, Mutai P, Karumu E, Mukungu N, Induli M, et al. Rapid screening using GIBEX screens-to-nature system of ethnomedicinal plants from Ngong Forest, Kenya for potency against infectious diseases and antioxidant activities: A qualitative study. Pharmacogn Commun. 2019;9:59–74.
64. Moshi MJ, Innocent E, Masimba PJ, Otieno DF, Weisheit A, Mbabazi PK, et al. Antimicrobial and brine shrimp toxicity of some plants used in traditional medicine in Bukoba District, north-western Tanzania. Tanzan J Health Res. 2009;11:23–8.
65. Terashima H, Kalala S, Malasi N. Ethnobotany of the Lega in the tropical rain forest of Eastern Zaire: part one, zone de Mwenga. Afr Study Monogr. 1991;15:1–60.
66. Bussmann RW. Ethnobotany of the Samburu of Mt. Nyiru, South Turkana, Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2006;2:1–10.
67. Amenu E. Use and management of medicinal plants by indigenous people of Ejaji area (Chelya Woreda) West Shoa, Ethiopia: an ethnobotanical approach. Addis Ababa University; 2007.
68. Murengezy I. Etude de l'activité anti-bactérienne de quelques plantes utilisées en médécine traditionnelle Rwandaise. Rev médecine Pharm africaine. 1993;7:3–10.
69. Nalule AS, Mbaria JM, Olila D, Kimenju JW. Ethnopharmacological practices in management of livestock helminthes by pastoral communities in the drylands of Uganda. Livest Res Rural Dev. 2011;23:1–27.
70. Wanzala W, Takken W, Mukabana WR, Pala AO, Hassanali A. Ethnoknowledge of Bukusu community on livestock tick prevention and control in Bungoma district, western Kenya. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2012;140:298–324.
71. Kisangau DP, Hosea KM, Joseph CC, Lyaruu HVM. In vitro antimicrobial assay of plants used in traditional medicine in Bukoba rural district, Tanzania. African J Tradit Complement Altern Med. 2007;4:510–23.
72. Tabuti JRS, Kukunda CB, Waako PJ. Medicinal plants used by traditional medicine practitioners in the treatment of tuberculosis and related ailments in Uganda. J Ethnopharmacol. 2010;127:130–6.
73. Mascolo N, Pinto A, Capasso F, Yenesew A, Dagne E. Antipyretic and analgesic studies of the ethanalic extract of Teclea nobilis delile. Phyther Res. 1988;2:154–6.
74. Ombito JO, Chi GF, Wansi JD. Ethnomedicinal uses, phytochemistry, and pharmacology of the genus Vepris (Rutaceae): a review. J Ethnopharmacol. Elsevier B.V.; 2021;267:113622.

75. Mbuni YM, Wang S, Mwangi BN, Mbari NJ, Musili PM, Walter NO, et al. Medicinal plants and their traditional uses in local communities around Cherangani Hills, Western Kenya. Plants. 2020;9:1–16.
76. Ssegawa P, Kasenene JM. Medicinal plant diversity and uses in the Sango bay area, Southern Uganda. J Ethnopharmacol. 2007;113:521–40.
77. Awas T, Demissew S. Ethnobotanical study of medicinal plants in Kafficho people, southwestern Ethiopia. In: Ege S, Aspen H, Teferra B, Bekele S, editors. 16th Int Conf Ethiop Stud (Vol 3). Trondheim, Norway; 2009. p. 711–26.
78. Kareru PG, Kenji GM, Gachanja AN, Keriko JM, Mungai GM. Traditional medicines among the Embu and Mbeere peoples of Kenya. African J Tradit Complement Altern Med. 2007;4:75–86.
79. Yenesew A, Dagne E. Alkaloids of Teclea nobilis. Phytochemistry. 1988;27:651–3.
80. Megersa M, Asfaw Z, Kelbessa E, Beyene A, Woldeab B. An ethnobotanical study of medicinal plants in Wayu Tuka District, East Welega Zone of Oromia Regional State, West Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2013;9:68.
81. Glover PE, Stewart J, Gwynne MD. Masai and Kipsigis notes on East African plants. East African Agric For J. 1966;32:200–7.
82. Lindsay RS, Hepper FN. Medicinal plants of Marakwet. Kenya, R Bot Gard Kew. 1978;
83. Al-Rehaily AJ. Chemical and biological evaluation of essential oil of Teclea nobilis leaf. Pakistan J Biol Sci. 2001;4:166–8.
84. Al-Rehaily AJ, El-Tahir KEH, Mossa JS, Rafatullah S. Pharmacological studies of various extracts and the major constituent, lupeol, obtained from hexane extract of Teclea nobilis in rodents. Nat Prod Sci. 2001;7:76–82.
85. Ocheng F, Bwanga F, Joloba M, Softrata A, Azeem M, Pütsep K, et al. Essential oils from Ugandan aromatic medicinal plants: chemical composition and growth inhibitory effects on oral pathogens. Evidence-Based Complement Altern Med. 2015;2015.
86. Ocheng F, Bwanga F, Joloba M, Borg-Karlson AK, Gustafsson A, Obua C. Antibacterial activities of extracts from Ugandan medicinal plants used for oral care. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2014;155:852–5.
87. Njogu MK, Matasyoh JC, Kibor AC. Antihelmintic activity of Teclea nobilis methanol, ethyl acetate and hexane extracts against Schistosoma mansoni. Research. 2014;1.
88. Njogu MK, Matasyoh JC, Kibor AC. Isolation of four furoquinoline alkaloids from Teclea nobilis and their activity against Schistosoma mansoni miracidia. J Biomed Pharm Res. 2014;3:87–93.
89. Quattrocchi U. CRC world dictionary of medicinal and poisonous plants: common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology (5 Volume Set). CRC press. 2012.
90. Diatta K, Diatta W, Fall AD, Dieng SIM, Mbaye AI, Faye EHO. Ethnobotanic survey of aids opportunistic infections in the Fatick and Kaolack District (Senegal). Asian J Res Bot. 2019;2:1–15.

91. Cisse A, Gueye M, Ka A, Ndiaye F, Koma S, Akpo LE. Ethnobotanique des plantes médicinales chez les bergers peuls de Widou Thiengoly de la commune de Téssékéré (Ferlo-Nord Sénégal). J Appl Biosci. 2016;98:9301–8.
92. Catarino L, Havik PJ, Romeiras MM. Medicinal plants of Guinea-Bissau : Therapeutic applications , ethnic diversity and knowledge transfer. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2016;183:71–94.
93. Kerharo J, Adam J-G. Les plantes médicinales, toxiques et magiques des Niominka et des Socé des Iles du Saloum (Sénégal). Acta Trop Suppl. 1964;8:283–334.
94. Diop EA, Queiroz EF, Kicka S, Rudaz S, Diop T, Soldati T, et al. Survey on medicinal plants traditionally used in Senegal for the treatment of tuberculosis (TB) and assessment of their antimycobacterial activity. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2018;216:71–8.
95. Urso V, Signorini MA, Tonini M, Bruschi P. Wild medicinal and food plants used by communities living in Mopane woodlands of southern Angola: results of an ethnobotanical field investigation. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2016;177:126–39.
96. Shil S, Choudhury MD, Das S. Indigenous knowledge of medicinal plants used by the Reang tribe of Tripura state of India. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2014;152:135–41.
97. Fall AD, Sy GY, Fall M, Diatta W, Nicolas JP, Diatta K, et al. Étude des activités antalgique et anti-inflammatoire et de la toxicité aigue des feuilles de Aphania senegalensis (Juss. Ex Poir.) Radlk, Sapindaceae. Ethnopharmacologia. 2009;43:76–80.
98. Fall AD, Bagla VP, Bassene E, Eloff JN. Phytochemical screening, antimicrobial and cytotoxicity studies of ethanol leaf extract of Aphania senegalensis (Sapindaceae). African J Tradit Complement Altern Med. 2017;14:135–9.
99. Fall AD, Ibra S, Dieng M, Ndiaye-Sy A, Dieng M, Bassène E. Phytochemical screening and antioxidant activity of ethanol leaf extract of Aphania senegalensis (Juss. ex Poir.) Radlk. J Pharmacogn Phytochem. 2015;4:20–3.
100. Sarr SO, Fall AD, Gueye R, Diop A, Sene B, Diatta K, et al. Evaluation de l'activité antioxydante des extraits des feuilles de Aphania senegalensis (Sapindaceae) et de Saba senegalensis (Apocynaceae). Int J Biol Chem Sci. 2015;9:2676–84.
101. Chenda LBN, Kouam SF, Lamshöft M, Kusari S, Talontsi FM, Ngadjui BT, et al. Isolation and characterization of six labdane diterpenes and one pregnane steroid of Turraeanthus africanus. Phytochemistry. Elsevier Ltd; 2014;103:137–44.
102. Etonde T, Malobe E. Nos plantes qui soignent. Centre spi. 2003.
103. Tatsimo SJN, Tane P, Srinivas P V, Sondengam BL, Melissa J, Okunji CO, et al. Novel antimicrobial diterpenoids from Turraeanthus africanus. Planta Med. 2005;71:1145–51.
104. Djemgou PC, Gatsing D, Hegazy M-EF, Mohamed AE-HH, Ngandeu F, Tane P, et al. Turrealabdane, turreanone and an antisalmonellal agent from Turraeanthus africanus. Planta Med. 2010;76:165–71.
105. Asae A, Hesse DN, Simmonds MSJ. Uses of multiple plants prescriptions for treatment of malaria by some communities in southern Ghana. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2012;144:448–52.

106. Vardamides JC, El Alaoui H, Massoma DL, Azebaze AGB, Ndemangou B, Sielinou VT, et al. Anticoccidial constituents from the stem bark of Turraeanthus africanus. Chem Nat Compd. 2008;44:696–700.
107. Akam MT, Tane P, Wabo HK, Yong JN, Fanso-Free SNY, Connolly JD, et al. A pregnane derivative and an anti-plasmodial labdane diterpenoid from the stem bark of Turraenthus africanus. Nat Prod Commun. 2006;1:449–52.
108. Dongmo AB, Dzikouk GD, Massoma DL, Nguelefak TB, Vardamides JC, Kamanyi A, et al. Antioxidant and vasorelaxant activities of the Turraeanthus africanus methanol extract. Pharm Biol. 2009;47:1123–9.
109. Massoma DL, Gasco M, Gonzales GF. Fertility and estrogenic activity of Turraeanthus africanus in combination with Lepidium meyenii (Black maca) in female mice. Eur J Integr Med. 2012;4:e345–51.
110. Oduro WO. A comparative study of the toxicity of some plant extracts and some xenobiotic pesticides towards selected insect species: laboratory bioassays and field validation. 2003.
111. Njoroge GN, Kibunga JW. Herbal medicine acceptance, sources and utilization for diarrhoea management in a cosmopolitan urban area (Thika, Kenya). Afr J Ecol. 2007;45:65–70.
112. Hines DA, Eckman K. Indigenous multipurpose trees of Tanzania: uses and economic benefits for people. Ottawa, ON, Canada: Cultural Survival Canada; 1993.
113. Mutwiwa C, Rotich B, Kauti M, Rithaa J. Ethnobotanical survey of medicinal plants in Mwala sub-county, Machakos County, Kenya. J Dis Med Plants. 2018;4:110–9.
114. Muthee JK, Gakuya DW, Mbaria JM, Kareru PG, Mulei CM, Njonge FK. Ethnobotanical study of anthelmintic and other medicinal plants traditionally used in Loitoktok district of Kenya. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2011;135:15–21.
115. Keter LK, Mutiso PC. Ethnobotanical studies of medicinal plants used by traditional health practitioners in the management of diabetes in lower eastern province, Kenya. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2012;139:74–80.
116. Ole-Miaron JO. The Maasai ethnodiagnostic skill of livestock diseases: a lead to traditional bioprospecting. J Ethnopharmacol. 2003;84:79–83.
117. Gakuubi MM, Wanzala W. A survey of plants and plant products traditionally used in livestock health management in Buuri district, Meru County, Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2012;8:1–19.
118. Okitoi LO, Ondwasy HO, Siamba DN, Nkurumah D. Traditional herbal preparations for indigenous poultry health management in Western Kenya. Livest Res Rural Dev. 2007;19.
119. Minja MMJ. Medicinal plants used in the promotion of animal health in Tanzania. Rev Sci Tech. 1994;13:905–25.
120. Harjula R. Mirau and his practice. A study of the ethnomedicinal repertoire of a tanzanian herbalist. TRI-MED LONDON; 1980.
121. Kariuki DK, Miaron JO, Mugweru J, Kerubo LO. Antibacterial activity of five medicinal plant extracts used by the Maasai people of Kenya. BEST Int J Humanit , Arts, Med Sci. 2014;2:1–6.

122. Gichui WG. Antinociceptive activities of extracts of Croton megalocarpus hutch (Eurphobiaceae) using animal models. University of Nairobi; 2016.
123. Njoroge GN, Bussmann RW. Traditional management of ear, nose and throat (ENT) diseases in Central Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2006;2:1–9.
124. Johns T, Mhoro EB, Sanaya P, Kimanani EK. Herbal remedies of the Batemi of Ngorongoro District, Tanzania: a quantitative appraisal. Econ Bot. 1994;48:90–5.
125. Matu EN, Van Staden J. Antibacterial and anti-inflammatory activities of some plants used for medicinal purposes in Kenya. J Ethnopharmacol. 2003;87:35–41.
126. Lautenschläger T, Monizi M, Pedro M, Mandombe JL, Bránquima MF, Heinze C, et al. First large-scale ethnobotanical survey in the province of Uíge, northern Angola. J Ethnobiol Ethnomed; 2018;15:1–73.
127. Randrianarivony TN, Ramarosandratana AV, Andriamihajarivo TH, Rakotoarivony F. The most used medicinal plants by communities in Mahaboboka, Amboronabo, Mikoboka, Southwestern Madagascar. J Ethnobiol Ethnomed; 2017;13:1–12.
128. Ntchapda F, Dimo T, Atchade A de T, Mbongué Fandio YG. Antihypertensive effects of the aqueous extract leaves of Celtis durandii Engler (Ulmaceae) on rat. West Afr J Pharmacol Drug Res. 2009;25:47–51.
129. Ntchapda F, Dimo T, Atchade A de T. Antihypertensive effects of the methylene chloride leaf extract of Celtis durandii Engler (Ulmaceae) on rats. Int J Biol Chem Sci. 2010;4:642–8.
130. Ntchapda F, Dimo T, Atchade A de T, Mbongué Fandio YG. Effects of the aqueous extract leaves of Celtis durandii Engler (Ulmaceae) on constriction of rat aorta. Pharmacologyonline. 2009;1:424–31.
131. Dimo T, Ntchapda F, Atchade A de T, Yewah MP, Kamtchouing P, Ngassam P. Effects of methylene chloride/methanol leaf extract of Celtis durandii Engler (Ulmaceae) on constriction of rat aorta. Die Pharm Int J Pharm Sci. 2005;60:548–50.
132. Tefera BN, Kim Y-D. Ethnobotanical study of medicinal plants in the Hawassa Zuria District, Sidama zone, Southern Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine; 2019;15:25.
133. Mwine J, Van Damme P, Kamoga G, Nasuuna M, Jumba F, Kudamba, et al. Ethnobotanical survey of pesticidal plants used in South Uganda: case study of Masaka district. J Med Plant Res. 2011;5:1155–63.
134. Kamatenesi-Mugisha M, Oryem-Origa H. Medicinal plants used to induce labour during childbirth in western Uganda. J Ethnopharmacol. 2007;109:1–9.
135. York T, De Wet H, Van Vuuren SF. Plants used for treating respiratory infections in rural Maputaland, KwaZulu-Natal, South Africa. J Ethnopharmacol. Elsevier Ireland Ltd; 2011;135:696–710.
136. Asiimwe S, Kamatenesi-Mugisha M, Namutebi A, Borg-Karlson AK, Musiimenta P. Ethnobotanical study of nutri-medicinal plants used for the management of HIV/AIDS opportunistic ailments among the local communities of western Uganda. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2013;150:639–48.
137. Tugume P, Nyakoojo C. Ethno-pharmacological survey of herbal remedies used in the treatment of paediatric diseases in Buhunga parish, Rukungiri District, Uganda. BMC Complement Altern Med; 2019;19:1–10.

138. Bunalema L, Obakiro S, Tabuti JRS, Waako P. Knowledge on plants used traditionally in the treatment of tuberculosis in Uganda. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2014;151:999–1004.
139. Bennet-jenkins E, Bryant C. Novel sources of anthelmintics. Int J Parasitol. 1996;26:937–47.
140. Takasaki M, Konoshima T, Etoh H, Pal Singh I, Tokuda H, Nishino H. Cancer chemopreventive activity of euglobal-G1 from leaves of Eucalyptus grandis. Cancer Lett. 2000;155:61–5.
141. Dhakad AK, Pandey V V, Beg S, Rawat JM, Singh A. Biological, medicinal and toxicological significance of Eucalyptus leaf essential oil: a review. J Sci Food Agric. 2018;98:833–48.
142. Soyingbe OS, Oyedeji A, Basson AK, Opoku AR. The essential oil of Eucalyptus grandis W. Hill ex Maiden inhibits microbial growth by inducing membrane damage. Chinese Med. 2013;4:7–14.
143. York T, Van Vuuren SF, De Wet H. An antimicrobial evaluation of plants used for the treatment of respiratory infections in rural Maputaland, KwaZulu-Natal, South Africa. J Ethnopharmacol. Elsevier; 2012;144:118–27.
144. Kulkarni A, Suzuki S, Etoh H. Antioxidant compounds from Eucalyptus grandis biomass by subcritical liquid water extraction. J Wood Sci. 2008;54:153–7.
145. Alzogaray RA, Lucia A, Zerba EN, Masuh HM. Insecticidal activity of essential oils from eleven Eucalyptus spp. and two hybrids: lethal and sublethal effects of their major components on Blattella germanica. J Econ Entomol. 2011;104:595–600.
146. Lukwa N, Mduluza T, Nyoni C, Lukwa AT, Zimba M. Knock down and insecticidal activity of the plants Tagetes minuta, Lippia javanica, Lantana camara, Tagetes erecta and Eucalyptus grandis on Anopheles arabiensis mosquitoes. J Entomol Acarol Res. 2018;50.
147. Lucia A, Gonzalez Audino P, Seccacini E, Licastro S, Zerba EN, Masuh HM. Larvicidal effect of Eucalyptus grandis essential oil and turpentine and their major components on Aedes aegypti larvae. J Am Mosq Control Assoc. 2007;23:299–303.
148. Talukdar PK, Mandal S, Ganguly D. Development of bio-larvicide for Anopheles stephensi through selected phytoligands from the leaf of Eucalyptus grandis against mosquito acetylcholinesterase: an in silico approach. Int J Adv Res Comput Sci. 2017;8:1078–89.
149. Musundire R, Mazodze F, Macheka L, Ngadze RT, Mubaiwa J, Manditsera F. Eucalyptus grandis and Tagetes minuta leaf powders effectively protect stored maize against Sitophilus zeamais without affecting grain organoleptic properties. African J Agric Res. 2015;10:49–57.
150. Aragao FB, Palmieri MJ, Ferreira A, Costa A V, Quieroz VT, Pinheiro PF, et al. Phytotoxic and cytotoxic effects of Eucalyptus essential oil on lettuce (Lactuca sativa L.). Int Allelopath Found. 2015;35:259–72.
151. Santos SAO, Villaverde JJ, Freire CSR, Domingues RMM, Neto CP, Silvestre AJD. Phenolic composition and antioxidant activity of Eucalyptus grandis, E. urograndis (E. grandis×E. urophylla) and E. maidenii bark extracts. Ind Crops Prod. Elsevier B.V.; 2012;39:120–7.

152. Wasserman MD, Taylor-Gutt A, Rothman JM, Chapman CA, Milton K, Leitman DC. Estrogenic plant foods of red colobus monkeys and mountain gorillas in uganda. Am J Phys Anthropol. 2012;148:88–97.
153. Minzangi K, Kadima JN, Kaaya AN, Matthäus B, Damme P, Samvura B, et al. Fatty acids and tocopherols content in fractionated oils from five wild oilseed plants native to Kahuzi-Biega National Park, Kivu-DR Congo. European J Med Plants. 2015;10:1–9.
154. Krief S, Daujeard C, Moncel M-H, Lamon N, Reynolds V. Flavouring food: the contribution of chimpanzee behaviour to the understanding of Neanderthal calculus composition and plant use in Neanderthal diets. Antiquity. 2015;89:464–71.
155. Elenga M, Itoua OYS, Loubelo OLU, Mananga V. Evaluation of the consumption and physicochemical characteristics of the leaves of Salacia pynaertii in the food practices of populations of Brazzaville (Congo). African J Food Sci. 2016;10:194–202.
156. Ahombo G, Ampa R, Diatewa M, Mpati J, Abena AA, Ouamba JM. Investigating on related diabetes therapeutic plants used in traditional medicine at Brazzaville. J Med Plants Res. 2012;6:5630–9.
157. Dibong SD, Mvogo Ottou PB, Vandi D, Ndjib RC, Monkam Tchamaha F, Mpondo Mpondo E. Ethnobotanique des plantes médicinales anti hémorroïdaires des marchés et villages du Centre et du Littoral Cameroun. J Appl Biosci. 2015;96:9072–93.
158. Addo-Fordjour P, Anning AK, Jeremiah E, Belford D, Akonnor D. Diversity and conservation of medicinal plants in the Bomaa community of the Brong Ahafo region, Ghana. J Med Plants Res. 2008;2:226–33.
159. Teke GN, Kuiate J-R, Kueté V, Teponno RB, Tapondjou LA, Vilarem G. Antidiarrheal activity of extracts and compound from Trilepisium madagascariense stem bark. Indian J Pharmacol. 2010;42:157.
160. Adomou AC, Yedomonhan H, Djossa B, Legba SI, Oumorou M. Etude ethnobotanique des plantes médicinales vendues dans le marché d'Abomey-Calavi au Bénin. Int J Biol Chem Sci. 2012;6:745–72.
161. Ampa R, Ahombo G, Nguimbi E, Diatewa M, Dimo T, Ouamba JM, et al. Evaluation of hypoglycemic, antihyperglycemic and antidiabetics properties of Trilepisium madagascariense D.C. Leeuwenberg (Moraceae). J Biotechnol Pharm Res. 2013;4:48–53.
162. Ango PY, Kapche DWFG, Kueté V, Ngadjui BT, Bezabih M, Abegaz BM. Chemical constituents of Trilepisium madagascariense (Moraceae) and their antimicrobial activity. Phytochem Lett. Phytochemical Society of Europe; 2012;5:524–8.
163. Olajuyigbe OO, Onidu TE, Coopoosamy RM, Ashafa AOT, Afolayan AJ. Bioactive compounds and in vitro antimicrobial activities of ethanol stem bark extract of Trilepisium madagascariense DC. Int J Pharmacol. 2018;14:901–12.
164. Teke GN, Kuiate J-R, Kueté V, Teponno RB, Tapondjou LA, Tane P, et al. Bio-guided isolation of potential antimicrobial and antioxidant agents from the stem bark of Trilepisium madagascariense. South African J Bot. SAAB; 2011;77:319–27.
165. Kakudidi EK. Cultural and social uses of plants from and around Kibale National Park, Western Uganda. Afr J Ecol. 2004;42:114–8.

166. Kamau LN, Mbaabu PM, Mbaria JM, Gathumbi PK, Kiama SG. Ethnobotanical survey and threats to medicinal plants traditionally used for the management of human diseases in Nyeri County, Kenya. Tang. 2016;6:e21.
167. Kirira PG, Rukunga GM, Wanyonyi AW, Muthaura CN, Mungai GM, Machocho AK, et al. Tigliane diterpenoids from the stem bark of Neoboutonia macrocalyx. J Nat Prod. 2007;70:842–5.
168. Muthaura CN, Rukunga GM, Chhabra SC, Mungai GM, Njagi ENM. Traditional phytotherapy of some remedies used in treatment of malaria in Meru district of Kenya. South African J Bot. 2007;73:402–11.
169. Namukobe J. Ethnobotanical, phytochemical and antiplasmodial studies of Neoboutonia macrocalyx L. 2014.
170. Kirira PG, Rukunga GM, Wanyonyi AW, Muregi FM, Gathirwa JW, Muthaura CN, et al. Anti-plasmodial activity and toxicity of extracts of plants used in traditional malaria therapy in Meru and Kilifi Districts of Kenya. J Ethnopharmacol. 2006;106:403–7.
171. Namukobe J, Kiremire BT, Byamukama R, Kasenene JM, Akala HM, Kamau E, et al. Antiplasmodial compounds from the stem bark of Neoboutonia macrocalyx pax. J Ethnopharmacol; 2015;162:317–22.
172. Maffo T, Wafo P, Kamdem RST, Melong R, Uzor PF, Mkounga P, et al. Terpenoids from the stem bark of Neoboutonia macrocalyx (Euphorbiaceae). Phytochem Lett. 2015;12:328–31.
173. Omino EA, Kokwaro JO. Ethnobotany of Apocynaceae species in Kenya. J Ethnopharmacol. 1993;40:167–80.
174. Salinitro M, Vicentini R, Bonomi C, Tassoni A. Traditional knowledge on wild and cultivated plants in the Kilombero Valley (Morogoro Region, Tanzania). J Ethnobiol Ethnomed; 2017;13:1–14.
175. Erhenhi AH, Obadoni BO. Known medicinal and aphrodisiac plants of Urhonigbe forest reserve, Edo State, Nigeria. J Med Plants Stud. 2015;3:101–6.
176. Muthaura CN, Keriko JM, Mutai C, Yenesew A, Gathirwa JW, Irungu BN, et al. Antiplasmodial potential of traditional antimalarial phytotherapy remedies used by the Kwale community of the Kenyan Coast. J Ethnopharmacol; 2015;170:148–57.
177. Uwumarongie HO, Onwukaeme DN, Igbe I. GC-MS metabolite profiling , antinociceptive and antipyretic activities of methanol stem bark extract of Tabernaemontana pachysiphon Stapf. (Apocynaceae). J Sci Pract Pharm. 2018;5:228–30.
178. Burkill HM. The useful plants of West Tropical Africa. Vol. 1. Families AD. No. Ed. 2. Royal Botanic Gardens; 1985.
179. Ingkaninan K, Ijzerman AP, Taesotikul T, Verpoorte R. Isolation of opioid-active compounds from Tabernaemontana pachysiphon leaves. J Pharm Pharmacol. 1999;51:1441–6.
180. Duru CM, Mbata TI. The antimicrobial activities and phytochemical screening of ethanolic leaf extracts of Hedranthera barteri Hook and Tabernaemontana pachysiphon Stapf. J Dev Biol Tissue Eng. 2010;2:1–4.

181. van Beek TA, Kuijlaars FLC, Thomassen PHAM, Verpoorte R, Baerheim Svendsen A. Antimicrobially active alkaloids from Tabernaemontana pachysiphon. Phytochemistry. 1984;23:1771–8.
182. Uwumarongie HO, Onwukaeme DN, Obasuyi O. Antimicrobial activity of the methanolic leaf extract of Tabernaemontana pachysiphon stapf. (Apocynaceae). Niger J Nat Prod Med. 2007;11:23–5.
183. Chifundera K. Contribution to the inventory of medicinal plants from the Bushi area, South Kivu Province, Democratic Republic of Congo. Fitoterapia. 2001;72:351–68.
184. Kibuuka MS, Anywar G. Medicinal plant species used in the management of hernia by traditional medicine practitioners in central Uganda. Ethnobot Res Appl. 2015;14:289–98.
185. Motlhatlego KE, Mfotiye Njoya E, Abdalla MA, Eloff JN, McGaw LJ. The potential use of leaf extracts of two Newtonia (Fabaceae) species to treat diarrhoea. South African J Bot. South African Association of Botanists; 2018;116:25–33.
186. Motlhatlego KE, Abdalla MA, Leonard CM, Eloff JN, McGaw LJ. Inhibitory effect of Newtonia extracts and myricetin-3-o-rhamnoside (myricitrin) on bacterial biofilm formation. BMC Complement Altern Med; 2020;20:1–10.
187. Bouquet A, Debray M. Plantes médicinales de la Côte d'Ivoire. 1974.
188. Bekoe EO, Agyare C, Boakye YD, Baiden BM, Asase A, Sarkodie J, et al. Ethnomedicinal survey and mutagenic studies of plants used in Accra metropolis, Ghana. J Ethnopharmacol; 2020;248:112309.
189. Abiala M, Olayiwola J, Babatunde O, Aiyelaagbe O, Akinyemi S. Evaluation of therapeutic potentials of plant extracts against poultry bacteria threatening public health. BMC Complement Altern Med; 2016;16:1–8.
190. Lulekal E, Asfaw Z, Kelbessa E, Van Damme P. Ethnomedicinal study of plants used for human ailments in Ankober District, North Shewa Zone, Amhara Region, Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2013;9:63.
191. Yineger H, Yewhalaw D, Teketay D. Ethnomedicinal plant knowledge and practice of the Oromo ethnic group in southwestern Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2008;4:1–10.
192. Chekole G. Ethnobotanical study of medicinal plants used against human ailments in Gubalafto. J Ethnobiol Ethnomed; 2017;13:1–29.
193. Nyunaï N. Celtis africana Burm f. In: Lemmens RHMJ, Louppe D, Oteng-Amoako AA, editors. Ressources végétales l'Afrique Trop Prota 7 bois d'oeuvre 2. 2012. p. 188–90.
194. Borquaye LS, Saah SA, Adu-Poku D, Adu-Gyamfi L, Bitian K, Bambil W. Anti-inflammatory, antioxidant and total phenolic content of the ethanolic extracts of Celtis africana Burm. f. Curr Sci Perspect. 2020;6:43–9.
195. Dyubeni L, Buwa L V. An ethnobotanical study of plants used for the treatment of ear, nose and throat (ENT) infections in Nkonkobe Municipality, South Africa. J Med Plants Res. 2012;6:2721–6.
196. Koduru S, Grierson DS, Afolayan AJ. Ethnobotanical information of medicinal plants used for treatment of cancer in the Eastern Cape Province, South Africa. Curr Sci. 2007;92:906–8.

197. Arnold H-J, Gulumian M. Pharmacopoeia of traditional medicine in venda. J Ethnopharmacol. 1984;12:35–74.
198. Mokoka TA, McGaw LJ, Eloff JN. Antifungal efficacy of ten selected South African plant species against Cryptococcus neoformans. Pharm Biol. 2010;48:397–404.
199. Nchabeleng EK. Determination of biological activity of Celtis africana extracts and its endophytic microflora and mycoflora. 2017.
200. Adedapo AA, Jimoh FO, Afolayan AJ, Masika PJ. Antioxidant properties of the methanol extracts of the leaves and stems of Celtis africana. Rec Nat Prod. 2009;3:23–31.
201. Houessou LG, Lougbegnon TO, Gbesso FGH, Anagonou LES, Sinsin B. Ethno-botanical study of the African star apple (Chrysophyllum albidum G. Don) in the Southern Benin (West Africa). J Ethnobiol Ethnomed. 2012;8:40.
202. Idowu TO, Iwalewa EO, Aderogba MA, Akinpelu BA, Ogundaini AO. Biochemical and behavioural effects of eleagnine from Chrysophyllum albidum. J Biol Sci. 2006;6:1029–34.
203. Akaname FI. Identification and preliminary phytochemical analysis of herbs that can arrest threatened miscarriage in Orba and Nsukka towns of Enugu State. African J Biotechnol Biotechnol. 2008;7:6–11.
204. Iyamah PC, Idu M. Ethnomedicinal survey of plants used in the treatment of malaria in Southern Nigeria. J Ethnopharmacol. 2015;173:287–302.
205. Soladoye MO, Adetayo MO, Chukwuma EC, Adetunji N. Ethnobotanical survey of plants used in the treatment of haemorrhoids in South-Western Nigeria. Ann Biol Res. 2010;1:1–15.
206. Sonibare MA, Gbile ZO. Ethnobotanical survey of anti-asthmatic plants in South Western Nigeria. African J Tradit Complement Altern Med. 2008;5:340–5.
207. Ezuruike UF, Prieto JM. The use of plants in the traditional management of diabetes in Nigeria: Pharmacological and toxicological considerations. J Ethnopharmacol. 2014;155:857–924.
208. Ehigiator E Ben, Adikwu E. Ethanolic extract of Chrysophyllum albidum stem bark prevents alloxan-induced diabetes. Not Sci Biol. 2019;11:325–31.
209. Adebayo AH, Abolaji AO, Opata TK, Adegbenro IK. Effects of ethanolic leaf extract of Chrysophyllum albidum G. on biochemical and haematological parameters of albino Wistar rats. African J. 2010;9:2145–50.
210. Godwill EA, Unaegbu M, Esther AU, Gloria OA, Kingsley AN, Aiyegoro OA, et al. Antioxidant and antidiabetic activities of the seed and leaf extracts of Chrysophyllum albidum. Asian Pacific J Trop Dis. 2016;6:642–9.
211. Duyilemi OP, Lawal IO. Antibacterial activity and phytochemical screening of Chrysophyllum albidum leaves. Asian J Food Agro-Industry. 2009;2:S75–9.
212. George OA, Adenipekun EO, Fasogbon SA, Oparanozie JA. Antimicrobial activities of Chrysophyllum albidum leaves, fruits and seeds. Am J Biomed Sci. 2018;10:28–44.
213. Ishola FT, Aboaba SA, Choudhary MI, Ekundayo O. Chemical and biological assessments of the essential oils of Chrysophyllum albidum G. Don. J Agric Sci Technol A. 2017;7:234–45.

214. Iyabo OG, Ikhiwili OM. In vitro antibacterial and antifungal activities of Chrysophyllum albidum and Diospyros monbuttensis leave. J Pharmacogn Phyther. 2015;7.
215. Adebayo AH, Abolaji AO, Kela R, Ayepola OO, Olorunfemi TB, Taiwo OS. Antioxidant activities of the leaves of Chrysophyllum albidum G. Pak J Pharm Sci. 2011;24:545–51.
216. Adebayo AH, Abolaji AO, Kela R, Oluremi SO, Owolabi OO, Ogungbe OA. Hepatoprotective activity of Chrysophyllum albidum against carbon tetrachloride induced hepatic damage in rats. Can J pure Appl Sci. 2011;5:1597–602.
217. Obi CC, Patrick-Iwuanyanwu KC, Onyeike EN. Effect of ethanol extract of leaves of Chrysophyllum albidum on the reproductive hormones of lead-exposed female Wistar albino rats. J Appl Sci Environ Manag. 2018;22:1503–9.
218. Onyeka CA, Fabunmi OO, Aligwekwe AU, Ofoego UC, Leko B, Anthony OA. Ethanolic leaf extract of Chrysophyllum albidum on sperm analysis, hormonal profile, SOD and testicular histology of adult male wistar rats. Agric Biol J North Am. 2013;4:160–5.
219. Itoh A, Tanahashi T, Ikejima S, Inoue M, Nagakura N, Inoue K, et al. Five phenolic glycosides from Alangium chinense. J Nat Prod. 2000;63:95–8.
220. Beourou S, Le Lamer A-C, Maurel-Chevalley S, Chalo Mutiso PB, Souard F, Moulis C, et al. Evaluation of the antiplasmodial activity of extracts of plants used in traditional. Int J Med Plants Res. 2013;2:219–24.
221. Liu ZL, Goh SH, Ho SH. Screening of Chinese medicinal herbs for bioactivity against Sitophilus zeamais Motschulsky and Tribolium castaneum (Herbst). J Stored Prod Res. 2007;43:290–6.
222. Yue Y, Xiang Z, Chen J. Two new compounds with anti-inflammatory activity from Alangium chinense. Nat Prod Res. Taylor & Francis; 2020;1–5.
223. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Ma SG, Li L, Qu J, et al. Phenolic constituents from the roots of Alangium chinense. Chinese Chem Lett. 2017;28:32–6.
224. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Li L, Ma SG, Qu J, et al. Terpenoids from the roots of Alangium chinense. J Asian Nat Prod Res. 2015;17:1025–38.
225. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Ma SG, Li L, Qu J, et al. Sesquiterpenes and alkaloids from the roots of Alangium chinense. J Nat Prod. 2013;76:1058–63.
226. Karunamoorthi K, Ilango K, Endale A. Ethnobotanical survey of knowledge and usage custom of traditional insect/mosquito repellent plants among the Ethiopian Oromo ethnic group. J Ethnopharmacol. 2009;125:224–9.
227. Wrangham RW, Nishida T. Aspilia spp. Leaves : a puzzle in the feeding behavior of wild chimpanzees. Primates. 1983;24:276–82.
228. Deletre E, Martin T, Duménil C, Chandre F. Insecticide resistance modifies mosquito response to DEET and natural repellents. Parasites and Vectors. 2019;12:1–10.
229. Rawlins SC. Spatial distribution of insecticide resistance in caribbean populations of Aeries aegypti and its significance. Pan Am J Public Heal. 1998;4:243–51.
230. Brunois-Pasina F, Krief S. Les chimpanzés ont-ils une médecine ? “ Mais évidemment ! Les chimpanzés se soignent ! ” (dixit les Batooro d’Ouganda). In:

Barratay E, editor. L'animal désanthropisé. Éditions d. 2021. p. 979-10-351-0659-1. halshs – 03506804.
231. Dubost JM, Lamxay V, Krief S, Falshaw M, Manithip C, Deharo E. From plant selection by elephants to human and veterinary pharmacopeia of mahouts in Laos. J Ethnopharmacol. 2019;244:112157.
232. Holford NHG, Sheiner LB. Understanding the dose-effect relationship. Clin Pharmacokinet. 1981;6:429–53.
233. Deletre E, Martin T, Campagne P, Bourguet D, Cadin A, Menut C, et al. Repellent, irritant and toxic effects of 20 plant extracts on adults of the malaria vector Anopheles gambiae mosquito. PLoS One. 2013;8:1–10.
234. Mackinnon J. The behaviour and ecology of wild orang-utans (Pongo pygmaeus). Anim Behav. 1974;22:3–74.
235. Boesch C. The emergence of cultures among wild chimpanzees. Proc Br Acad. 1996;88:251–68.
236. Whiten A. The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 2011;366:997–1007.
237. Koops K, Visalberghi E, Van Schaik CP. The ecology of primate material culture. Biol Lett. 2014;10:1–4.

Supplementary information

Supplementary 1. Plant information

1. *Diospyros abyssinica* (Hiern) F.White

Synonyms: *Ebenus abyssinica* (Hiern) Kuntze, *Maba abyssinica* Hiern

Diospyros abyssinica is a species of trees in the Ebenaceae family that grows in Angola, Benin, Burkina, Cameroon, CAR, Chad, DRC, Eritrea, Ethiopia, Gabon, Ghana, Guinea, Ivory Coast, Kenya, Malawi, Mali, Mozambique, Nigeria, Sudan, Tanzania, Togo, Uganda, Zambia, Zimbabwe. It is a small, medium–sized or large tree up to 36 m in height that can be found in a wide diversity of forest types, and also in woodland and thickets, at elevations from 750 - 2,000 m.

2. *Strombosia scheffleri* Engl.

Synonyms: *Strombosia minor* Engl., *Strombosia toroensis* S.Moore

Strombosia scheffleri (Oleaceae) can be found in Angola, Burundi, Cameroon, Congo, DRC, Gabon, Kenya, Malawi, Mozambique, Nigeria, Rwanda, Sudan, Tanzania, Uganda, Zimbabwe. It is an evergreen tree that can reach up to 30 m, with low branches and a big crown. It is usually an understorey forest tree that ranges between 1200 and 2 500 m of altitude.

3. *Vepris nobilis* (Delile) Mziray

Synonyms: *Aspidostigma acuminatum* Hochst., *Crantzia nobilis* (Delile) Kuntze, *Teclea nobilis* Delile, *Teclea welwitschii* (Engl.) Verd., *Toddalia nobilis* (Delile) Hook.fil. ex Oliv.

Vepris nobilis (Rutaceae) is widely distributed in tropical Africa namely Burundi, Djibouti, DRC, Eritrea, Ethiopia, Kenya, Malawi, Rwanda, Somalia, Sudan, Tanzania, Uganda, Zambia, Zimbabwe and also, in Arabia. It is an evergreen shrub or, more commonly, a tree usually growing from 2 to 12 m high or even taller when growing in the rain-forest. It can be encountered in dry forest, thickets on rocky hills; wooded grassland; riverine formations; rain-forest; lake shores at elevations from 900 - 2,700 m.

4. *Lepisanthes senegalensis* (Poir.) Leenh.

Synonyms: *Aphania angustifolia* Radlk., *Aphania bifoliata* (Thwaites) Radlk., *Aphania boerlagei* Valeton, *Aphania cuspidata* (Blume) Radlk., *Aphania danura* (Roxb.) Radlk., *Aphania dasypetala* Radlk., *Aphania fascicularis* Radlk., *Aphania langsonensis* Gagnep., *Aphania loheri* Radlk., *Aphania longipes* Radlk., *Aphania macrophylla* Radlk., *Aphania masakapu* Melch., *Aphania montana Blume, Aphania nicobarica* Radlk., *Aphania ochnoides* Pierre ex Lecomte, *Aphania paucijuga* (Hiern) Radlk., *Aphania philastreana* Pierre, *Aphania philippinensis* Radlk., *Aphania rubra* (Roxb.) Radlk., *Aphania senegalensis* (Juss. ex Poir.) Radlk., *Aphania silvatica* A.Chev. ex Hutch. & Dalziel, *Aphania sphaerococca* Radlk., *Aphania spirei* Lecomte, *Aphania viridis* Pierre, *Deinbollia claessensii* De Wild., *Didymococcus danura* (Roxb.) Blume, *Dimocarpus verticillatus* Roxb. ex Wall., *Euphoria attenuata* Planch., *Euphoria attenuata* Planch. ex Hiern, *Euphoria danura* (Roxb.) Wall., *Euphoria rubra* (Roxb.) Royle, *Euphoria verticillata* (Roxb.) Lindl., *Hydnocarpus tamianus* Pulle, *Lepisanthes senegalensis subsp. sylvatica* (A.Chev. ex Hutch. & Dalziel) Aubrév., *Nephelium bifoliatum* Thwaites, *Nephelium danura* Roxb. ex G.Don, *Nephelium rubrum* (Roxb.) Walp., 1846, *Nephelium verticillatum* (Roxb.) G.Don, *Ornitrophe thyrsoides* Schumach. & Thonn., *Otophora paucijuga* Hiern, *Sapindus abyssinicus* Fresen., *Sapindus attenuatus* Wall. ex Hiern, *Sapindus bifoliatus* (Thwaites) Hiern, *Sapindus cuspidatus* Blume, *Sapindus danura* (Roxb.) Voigt, *Sapindus microcarpus* (Wight & Arn.) Kurz, *Sapindus ruber* (Roxb.) Kurz, *Sapindus senegalensis* Juss. ex Poir., *Sapindus verticillatus* (Roxb.) Kurz, *Schmidelia thyrsoides* (Schumach. & Thonn.) Baker, *Scytalia danura* Roxb., *Scytalia rubia* Roxb., *Scytalia verticillata* Roxb.

Lepisanthes senegalensis belongs to the Sapindaceae family and is widespread throughout tropical Africa, tropical Asia, New Guinea and northern Australia. It is an evergreen shrub or tree with a dense, spreading crown; it can grow up to 16 m tall. They are generally present in the humid sites of a forest, and in the forest and riparian areas of a savannah; at altitudes of up to 1,800 m.

5. *Turraeanthus africanus* (Welw. ex C.DC.) Pellegr.

Synonyms: *Bingeria africana* A.Chev., *Guarea africana* Welw. ex C.DC., *Turraeanthus africana* (Welw. ex C.DC.) Pellegr., *Turraeanthus malchairi* De Wild., *Turraeanthus vignei* Hutch. & Dalziel, *Turraeanthus zenkeri* Harms

Turraeanthus africanus is a tree belonging to the family of Meliaceae which grows in tropical and subtropical regions from Sierra Leone to the Congo and Angola. It grows up to 40m high, with heavy dark green foliage. It is usually found in dense stands in rain forests alongside lakes and streams.

6. *Croton megalocarpus* Hutch.

Croton megalocarpus (Euphorbiaceae) occurs in Burundi, DRC, Kenya, Malawi, Mozambique, Rwanda, Tanzania and Uganda. It is a medium-sized to fairly large tree up to 35 m tall with a

dense, spreading, rather flat crown. It is found in evergreen and semi-deciduous forest at 700 to 2400 m altitude, sometimes also in riverine woodland and wooded grassland. It has gained interest as a commercial poultry feed and bio-fuel crop.

7. *Celtis gomphophylla* Baker

Synonyms: *Celtis dioica* S.Moore, *Celtis durandii* Engl., *Celtis ugandensis* Rendle, *Sponia integrifolia* Boivin, *Trema integrifolia* Baill.

Celtis gomphophylla belongs to the Cannabaceae family and is found in tropics and subtropics Africa: from Ivory Coast to Ethiopia, to Angola, Zambia, Zimbabwe, South Africa and Madagascar. It exists from a shrub to a tree with a spreading crown; from 3 - 30 m tall, or even up to 60 m. It can be evergreen or deciduous. It occurs in the understory of moist evergreen, semi-deciduous and riverine forest, often in secondary formations in central Africa; restricted to upland forest in west Africa; forest edges, thickets, woodland and wooded grassland in east Africa, coastal forest in south Africa. It can be found at elevations up to 1,750 m.

8. *Olea welwitschii* (Knobl.) Gilg & G.Schellenb.

Synonyms: *Linociera welwitschii* (Knobl.) Knobl., *Mayepea welwitschii* Knobl., *Olea capensis* subsp. *welwitschii* (Knobl.) Friis & P.S.Green, *Olea mussolinii* Chiov., *Osmanthus welwitschii* (Knobl.) Knobl., *Steganthus welwitschii* (Knobl.) Knobl.

Olea welwitschii (Oleaceae) is native to Angola, Ethiopia, Kenya, Malawi, Mozambique, Tanzania, Uganda, Zambia, Zimbabwe. It is a tall tree, generally 12–24 m in height, with a straight, less branched trunk and a rather small crown. It can be found in lowland rain to upland dry evergreen forest around 750–1950 m.

9. *Eucalyptus grandis* W.Hill ex Maiden

Eucalyptus grandis (Myrtaceae) is a plant native of the humid subtropical and tropical regions of eastern Australia. It is an evergreen tree with a wide-spreading, rather thin crown; usually growing 40-55 m tall but exceptionally to 75 m.

10. *Noronhia africana* (Knobl.) Hong-Wa & Besnard

Synonyms: *Chionanthus africanus* (Knobl.) Stearn, *Linociera 189fricana* (Knobl.) Knobl., *Linociera angolensis* Baker, *Linociera dasyantha* Gilg & G.Schellenb., *Linociera fragrans* Gilg & G.Schellenb., *Linociera giordanii* Chiov., *Linociera johnsonii* Baker, *Linociera latipetala* M.Taylor, *Linociera mildbraedii* Gilg & G.Schellenb., *Linociera oreophila* Gilg &

G.Schellenb., *Mayepea 190fricana* Knobl., *Olea mildbraedii* var. 190fricana190 Knobl., *Olea mildbraedii* var. lanceolata Knobl.

Noronhia africana belongs to the Oleaceae family and is found in Angola, Cameroon, CAR, DRC, Ghana, Guinea, Ivory Coast, Liberia, Nigeria, Sierra Leone, Tanzania, Uganda. It is a small to medium-sized tree or bush, 3 to 20 m high, with a rather twisted trunk with a circumference of 1 m, bearing a wide spreading crown. It can be found in lowland to upland rain forest around 1000–1200 m.

11. *Carapa grandiflora* Sprague

Carapa grandiflora belongs to the Sapindaceae family and is native to Burundi, DRC, Rwanda, Tanzania, Uganda. It is a tree up to 25 m, with short stem and wide spreading crown.

12. *Uvariopsis congensis* Robyns & Ghesq.

Uvariopsis congensis (Annonaceae) is native to Angola, Cameroon, CAR, DRC, Gabon, Ivory Coast, Kenya, Sudan, Uganda, Zambia. It is an evergreen shrub or a small tree with spreading branches; it can grow 4 - 12 m tall. It is an understorey plant of fringing forest and forest margins, also in secondary evergreen forest; at elevations from 1,080 - 1,650 m.

13. *Trilepisium madagascariense* DC.

Synonyms: *Bosqueia angolensis* Ficalho, *Bosqueia boiviniana* Cord. ex Baill., *Bosqueia calcicola* Leandri, *Bosqueia carvalhoana* Engl., *Bosqueia cerasiflora* Volkens ex Engl., *Bosqueia danguyana* Leandri, *Bosqueia gymnandra* Baker, *Bosqueia manongarivensis* Leandri, *Bosqueia occidentalis* Leandri, *Bosqueia orientalis* Leandri, *Bosqueia phoberos* Baill., *Bosqueia spinosa* Engl., *Bosqueia thouarsiana* Cord. ex Baill., *Bosquiea welwitschii* Engl., *Centrogyne angolensis* Welw. ex Benth. & Hook.fil., *Pontya excelsa* A.Chev., *Trilepisium gymnandrum* (Baker) J.Gerlach

Trilepisium madagascariense (Moraceae) is native to tropical and subtropical West and Central Africa, and occurs southwards to Zimbabwe, Mozambique, and South Africa. It grows to a medium-sized deciduous tree of up to 30 m height with drooping branches and a small, rounded crown. It grows in evergreen and semi-deciduous forests, flooded forests or forest patches and often grows along rivers and streams, extending on to the borders of savanna. It is found at altitudes of up to 2,000 m and higher.

14. *Neoboutonia macrocalyx* Pax

Neoboutonia macrocalyx (Euphorbiaceae) is found in Burundi, Cameroon, DRC, Kenya, Malawi, Rwanda, Tanzania, Uganda, Zambia, Zimbabwe. It is an open-crowned tree 10–20(40) m in height. It occurs mainly in medium altitude tropical rain forests at 600–2500 m, as a

pioneer species in clearings and along streams. Secondary forests can consist of almost pure stands.

15. *Tabernaemontana pachysiphon* Stapf
Synonyms: *Conopharyngia angolensis* (Stapf) Stapf, *Conopharyngia cumminsii* Stapf, *Conopharyngia holstii* (K.Schum.) Stapf, *Conopharyngia pachysiphon* (Stapf) Stapf, *Sarcopharyngia angolensis* (Stapf) L.Allorge, *Tabernaemontana angolensis* Stapf, *Tabernaemontana holstii* K.Schum., *Tabernaemontana pachysiphon var. cumminsii* (Stapf) H.Huber, *Voacanga dichotoma* K.Schum.

Tabernaemontana pachysiphon (Apocynaceae) is occurring in the tropical Africa. It is an evergreen shrub or medium-sized tree growing from 2 to 18 m tall. It is commonly found in light forest understorey and riverine forests, from sea level to 1,500 m.

16. *Newtonia buchananii* (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique
Synonyms: *Piptadenia buchananii* Baker, *Piptadenia lujae* De Wild., *Piptadenia schweinfurthii* Vatke ex Engl.

Newtonia buchananii is geographically distributed from Nigeria, eastwards to Kenya, and south to Angola, Cameroon, DRC, Uganda, Tanzania, Malawi, Zambia, Zimbabwe, and Mozambique. It is described as a deciduous tree with a flat-topped crown and wide-spreading branches; it can grow from 10 to 40 m tall. This tree is found in highland forest areas at elevations from 1,100 - 1,800 m in west Africa. In East and southern Africa, it occurs in evergreen rainforest, often along watercourses and lakes, at elevations from 600 - 2,200 m.

17. *Euadenia eminens* Hook.fil.
Synonyms: *Crateva eminens* (Hook.fil.) Christenh. & Byng, *Euadenia alimensis* Hua, *Euadenia major* Hua, *Euadenia pulcherrima* Gilg & Gilg-Ben., *Ritchiea dolichocarpa* Gilg & Gilg-Ben.

Euadenia eminens (Capparaceae) is native to Cameroon, CAR, Congo, DRC, Gabon, Ghana, Guinea, Ivory Coast, Liberia, Sierra Leone, Uganda. It is a shrub or small tree up to 5 m. It can be found at elevations from1300 to 1650 m.

18. *Celtis africana* Burm.fil.
Synonyms: *Celtis burmannii* Planch., *Celtis eriantha* E.Mey. ex Planch., *Celtis henriquezii* Engl., *Celtis holtzii* Engl., *Celtis kraussiana* Bernh., *Celtis opegrapha* Planch., *Celtis rhamnifolia* C.Presl, *Celtis vesiculosa* Hochst. ex Planch.

Celtis africana Burm.f. (Ulmaceae) is common and widespread in South Africa, South west Arabian Peninsula, Comoros and Madagascar. It is a medium-sized tree that grows up to 30 m tall; the foliage is dark green. It occurs in a wide range of habitats usually found in the deciduous forests.

19. *Chrysophyllum albidum* G.Don

Synonyms: *Achras sericea* Schumach. & Thonn., *Chrysophyllum henriquesii* Engl., *Chrysophyllum kayei* S.Moore, *Chrysophyllum millenianum* Engl., *Gambeya albida* (G.Don) Aubrév. & Pellegr., *Planchonella albida* (G.Don) Baehni

Chrysophyllum albidum belongs to the Sapotaceae family and is common throughout the tropical Central, East, and West Africa regions. It is primarily a lowland rain forest tree species that grows up to 25 to 37 m in height at maturity.

20. *Alangium chinense* (Lour.) Harms

Synonyms: *Alangium begoniifolium* (Roxb.) Baill., *Alangium kenyense* Chiov., *Alangium octopetalum* Hanes ex Blanco, *Alangium platanifolium* f. *triangulare* Wangerin, *Guettarda jasminiflora* Blanco, *Karangolum chinense* (Lour.) Kuntze, *Marlea affinis* Decne., *Marlea begoniifolia* Roxb., *Marlea chinensis* (Lour.) Druce, *Marlea virgata* Zoll., *Stelanthes solitarius* Stokes, *Stylidium bauthas* Lour. ex B.A.Gomes, *Stylidium begoniifolium* (Roxb.) Voigt, *Stylidium chinense* Lour., *Stylis chinensis* (Lour.) Poir.

Alangium chinense (Lour.) Harms. (Alangiaceae) is widely distributed through East tropical Africa and in East Asia. It is an evergreen tree growing up to 24 m tall. A pioneer species in partly cleared areas of lowland and upland rain-forest.

Supplementary 2. Ethnomedicinal uses and bioactives properties of other plant parts except leaves and bark.

1. *Diospyros abyssinica* (Hiern) F.White

Table. Ethnomedicinal uses of *Diospyros abyssinica* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DigD	dysentery		Mali	[1]
		worms	mix	Mali	[1,2]
		abdominal pain	mix	Mali	[1]
Seeds		fungal infections of the foot	apply	Uganda	[3]
Fruits	RepD	retained placenta (farms animals)	decoction	Uganda	[4]

DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table. Bioactive properties of *Diospyros abyssinica* parts.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Roots	antimicrobial	DCM, MeOH	fungi	[5]
	antioxidant	MeOH; EtOH, H_20, MeOH	*in vitro*	[1]; [5]
	15-lipoxygenase inhibitory	Chl, DCM, EtOH, H_20, MeOH, PET	*in vitro*	[1]

Chl: chlroform, DCM: dichloromethane, EtOH: ethanol extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract, PET: petroleum ether.

2. *Strombosia scheffleri* Engl.

Table. Ethnomedicinal uses of *Strombosia scheffleri* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DigD	diarrhea	decoction	Tanzania	[6]
	RepD	hydrofoetalis	decoction	Tanzania	[6]
Not specified	DigD	gastrointestinal infections		Tanzania	[7]
	RepD	veneral diseases/STDs		Tanzania	[7]
		wounds		Tanzania	[7]

DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table. Bioactive properties of *Strombosia scheffleri* parts.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Roots	anti-HIV	MeOH	virus	[8]

MeOH: methanol extract.

3. *Vepris nobilis* (Delile) Mziray

Table. Ethnomedicinal uses of *Vepris nobilis* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DigD	colic	decoction	Kenya	[9]
		emetic	infusion	Kenya	[10]
		stomach aches	decoction	Kenya	[2]
	IR	anti-tick (farms animals)		Kenya	[11]
	LocD	arthritis	decoction	Kenya	[12]
		rheumatism	decoction	Kenya	[13]
	RepD	childbirth	decoction	Kenya	[2]
	ResD	children coughs	infusion	Kenya	[10]
		pneumonia	decoction	Kenya	[12]
		tuberculosis	infusion	Kenya	[10]
		epilepsy	decoction	Tanzania	[14]
		fever	infusion	Kenya	[10]
		snakebites		Zimbabwe	[15]
		wounds (donkeys)	mixed concoction	Ethiopia	[16]
Not specified/ Other	DerD	anthrax (cattle)		Ethiopia	[17]
	DigD	helminthiosis		Uganda	[18]
		dental caries	brush teeth	Kenya; Uganda	[19]; [20]

DerD: dermatologist disorders, DigD: digestive disorders, IR: insect repellents, LocD: locomotive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Vepris nobilis* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	anti-caseinolytic	H_20-MeOH	venom	[15]

H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract.

4. *Lepisanthes senegalensis* (Poir.) Leenh.

Table. Ethnomedicinal uses of *Lepisanthes senegalensis* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	CarD	nosebleed	decoction	Thailand	Chuakul et al., 1997, as cited by [21]
	DigD	stomach problems	decoction	Senegal	[22]
	ResD	chest pain	decoction	Thailand	Chuakul et al., 1997, as cited by [21]
		dog bites	paste	India	[23]
		fever with vertigo	decoction	Thailand	Chuakul et al., 1997, as cited by [21]
		malaria	decoction	Thailand	Chuakul et al., 1997, as cited by [21]
Not specified	ResD	respiratory tract problems (farms animals)		Angola	[24]
		asthenia		Senegal	[25]
		bacterial infection		Senegal	[25]
		fungal infection		Senegal	[25]
		inflammation		Senegal	[25]
		pain		Senegal	[25]

CarD: cardiovascular disorders, DigD: digestive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Lepisanthes senegalensis* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Stem	anti-malaria	triterpene	parasites	[25]

5. *Turraeanthus africanus* (Welw. ex C.DC.) Pellegr.

Table. Ethnomedicinal uses of *Turraeanthus africanus* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	RepD	infertility		Cameroon	[26]
		sexual weakness		Cameroon	[26]
		cancer		Cameroon	[26]
		fibroma		Cameroon	[26]
Seeds		malaria			[27]
		typhoid fever		Cameroon	[28]
Not specified/ Other	CarD	cardiovascular diseases		Cameroon	Thirakul, 1983, as cited in [29]
	DigD	stomachache		Cameroon	Thirakul, 1983, as cited in [29]
	LocD	rheumatism pains		Cameroon	Thirakul, 1983, as cited in [29]
	RepD	abortive	oil		[30]
	ResD	asthma		Cameroon	Thirakul, 1983, as cited in [29]

CarD: cardiovascular disorders, DigD: digestive disorders, LocD: locomotive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Turraeanthus africanus* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Seeds	anti-cancer	labdane diterpene	cells	[31]
	antimicrobial	DCM-MeOH	bacteria	[28]

DCM: dichloromethane, MeOH: methanol extract.

6. *Croton megalocarpus* Hutch.

Table. Ethnomedicinal uses of *Croton megalocarpus* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DerD	anthrax		Kenya	[32]
	DigD	diarrhea	decoction	Kenya	[33,34]
		intestinal worms		Kenya	[32]
		purgative	decoction	Kenya	[10,35]
		stomach problems	decoction,	Kenya	[19,36]
	IR	control and repel ticks (farms animals)	suspension	Kenya	[11]
	RepD	childbirth	squeeze	Uganda	[37]
		tonsilitis	chew	Kenya	[38]
		syphilis		Kenya	[32]
	ResD	chest pains	decoction	Kenya	[19]
		cough		Kenya	[32]
		pneumonia		Kenya	[36]
		anaplosmiasis	decoction	Kenya	[33]
		malaria	decoction	Kenya	[19,33]
		snakebites		Kenya	[32]
		typhoid		Kenya	[32]
		wounds	decoction	Kenya	[33]
Seeds		kidney failure	decoction	Kenya	[39]
Not specified/Other		malaria		Kenya	[40]
		wounds (livestock)	stem sap	Ethiopia; Kenya	[41,42]; [34]

DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, IR: insect repellent, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Croton megalocarpus* parts.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Roots	anti-inflammatory	H_20, Hex, MeOH	enzyme	[43]
	antinoceptive	MeOH-DCM	mice	[44]
Not specified	antimicrobial	Chl, EtOH, H_20	bacteria	[32]

Chl: chlroform, DCM: dichloromethane, EtOH: ethanol extract, H_20: aqueous extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract.

7. *Celtis gomphophylla* Baker

Table. Ethnomedicinal uses of *Celtis gomphophylla* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	RepD	painful menstruation	decoction	Nigeria	Gill, 1992 as cited by [45]
		fever	decoction	Nigeria	Gill, 1992 as cited by [45]; [46]
		malaria		Nigeria	[46]
Not specified	CarD	cardiovascular disorders		Cameroon	[47]
	RepD	painful menstruation		Cameroon	[47]
		epilepsy		Cameroon	[47]
		migraine		Cameroon	[47]

CarD: cardiovascular disorders, RepD: reproductive disorders.

8. *Olea welwitschii* (Knobl.) Gilg & G.Schellenb.

Table. Ethnomedicinal uses of *Olea welwitschii* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots		eye disease	squeeze, chew, smoke, grind, spit	Ethiopia	[48]
		headache	squeeze, chew, smoke, grind, spit	Ethiopia	[48]
Not specified/ Other	DigD	stomachache	soak and drink	Ethiopia	[49]
	IR	**repellent against Culicidae and Diptera**	stem smoke	Ethiopia	[50]
		typhoid fever	smell	Ethiopia	[49]

DigD: digestive disorders, IR: insect repellent.

9. *Eucalyptus grandis* W.Hill ex Maiden

Table. Ethnomedicinal uses of *Eucalyptus grandis* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DigD	constipation	decoction		[51]
Not specified	IR	repellent		DRC	Defour, 1994 as cited in Prelude database

DigD: digestive disorders, IR: insect repellent.

Table. Bioactive properties of *Eucalyptus grandis* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Other	allelopathic	rhizosphere soils*	earthworms	[52]

**the plant part was not extracted.*

10. *Noronhia africana* (Knobl.) Hong-Wa & Besnard

11. *Carapa grandiflora* Sprague

12. *Uvariopsis congensis* Robyns & Ghesq.

13. *Trilepisium madagascariense* DC.

Table. Ethnomedicinal uses of *Trilepisium madagascariense* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DerD	cutaneous and subcutaneous parasitic infections		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [53]
Not specified/ Other	CarD	anemia		Congo	[54]
		high blood pressure		Congo	[54]
	DigD	diarrhea		Congo	[54]
		gastrointestinal infections		Nigeria	[55]
	LocD	rheumatism		Congo	Diafouka, 1985, as cited by [54]
	RepD	gonorrhea		Congo	[54]
		menorrhagia		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [56]
		diabetes		Congo	Bouquet, 1969, as cited by [54]
		malnutrition		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [56]
		ophtalmic problems		West Africa	Burkill, 1985, as cited by [56]
		wounds	sap applied;	Ethiopia; Congo	[57]; [54]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, LocD: locomotive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table. Bioactive properties of *Trilepisium madagascariense* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Seeds	antidiabetic/hypoglycemic/anti-hyperglycemic	lectin	enzymes	[58]
	antioxidant	lectin	*in vitro*	[58]

14. *Neoboutonia macrocalyx* Pax

Table. Ethnomedicinal uses of *Neoboutonia macrocalyx* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	CarD	cardiac problem	decoction	Kenya	[59]
		high blood pressure	decoction	Kenya	[59]
	DerD	chicken pox	decoction	Kenya	[59]
	DigD	purgative	infusion	DRC	[60]
	RepD	contraceptive	decoction	Kenya	[59]
	ResD	chest wounds	decoction	Kenya	[59]
		cough/cold	decoction	Kenya	[59]
		cholesterol	decoction	Kenya	[59]
		hypertrophy	decoction	Kenya	[59]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Neoboutonia macrocalyx* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	antimicrobial	diterpenoid	bacteria	[61]

15. *Tabernaemontana pachysiphon* Stapf

Table. Ethnomedicinal uses of *Tabernaemontana pachysiphon* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DerD	scabies	mix	Kenya	[62]
	DigD	constipation	decoction	Kenya	[62]
		flatulence	decoction	Kenya	[62]
		gastrointestinal		Tanzania	[63]
		purgative	decoction	Kenya	[62]
		stomachache	decoction	Kenya	[62]
	RepD	elephantiasis of the genitals	mixed decoction	CAR	[64]
		orchitis	mixed decoction	CAR	[64]
		edema	mixed decoction	CAR	[64]
		headache	decoction	Kenya	[62]
		insanity	decoction	Nigeria	[65]
Seeds	RepD	painful breasts of lactating women		Nigeria	[66]
Fruits	RepD	venereal diseases/STDs		Nigeria	[67]
		abrasions or minor cuts	apply latex	Kenya	[62]
		lymphatic glandular swellings	rub latex	Nigeria	[65]
		malaria		Kenya	[68]
		ulcers			Green, 1994, as cited by [69]
Not specified/ Other	DigD	constipation	decoction	East Africa	[65]
		flatulence	decoction	East Africa	[65]
		stomachache	decoction	East Africa	[65]
		headache	decoction	East Africa	[65]
		sores eyes	apply latex	Nigeria	[65]
		wounds	apply latex	Nigeria	[65]

DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders.

Table. Bioactive properties of *Tabernaemontana pachysiphon* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	antimicrobial	alkaloids; EtOH	amoeba; bacteria	[70]; [71]
Fruits	anti-malaria	H_20, MeOH	parasites	[68]

EtOH: ethanol extract, H_20: aqueous extract, MeOH: methanol extract.

16. *Newtonia buchananii* (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique

17. *Euadenia eminens* Hook.fil.

Table. Ethnomedicinal uses of *Euadenia eminens* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	DigD	rectal prolapse		Ghana	Agbovie et al., 2002, as cited by [72]
		ulcer Buruli	crush and apply	Ghana	Seefeld et al., 2013, as cited by [73]
	RepD	HIV	decoction	Ghana	PROTA, 2021
	ResD	tuberculosis		Ghana	Agbovie et al., 2002, as cited by [72]
		anuria	decoction	Ivory Coast	[74]
		otalgia		Ghana	Agbovie et al., 2002, as cited by [72]
		painful urination	decoction	Ivory Coast	[74]
Fruits		conjunctivitis	juice drops	Ghana	Abbiw, 1990, as cited by [72]
		headaches	juice drops	Ivory Coast	[74]
		iritis	juice drops	Ghana	Abbiw, 1990, as cited by [72]
		ophtalmia	juice drops	Ghana	Abbiw, 1990, as cited by [72]
		otitis	juice drops	Ivory Coast	[74]
		pain	rub juice	Ivory Coast	[74]
		sore eyes	juice drops	Ghana	Abbiw, 1990, as cited by [72]
		trachoma	juice drops	Ghana	Abbiw, 1990, as cited by [72]

DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders; ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Euadenia eminens* parts.

Part of the plant	Activity	Extract	Experimental model	References
Roots	anti-inflammatory	EtOH	chicks	[72]
	antimicrobial	EtOH	bacteria	[72]
	antioxidant	EtOH	*in vitro*	[72]

EtOH: ethanol extract.

18. *Celtis africana* Burm.fil.

Table. Ethnomedicinal uses of *Celtis africana* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots		cancer	infuse	South Africa	[75]
		hernia	decoction	Uganda	[76]
Not specified	LocD	rheumatism		South Africa	[77]
	RepD	syphilis		South Africa	[77]
	ResD	pleurisy		Lesotho	[78]
		pain		South Africa	[77]

LocD: Locomotor disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Celtis africana* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	anti-inflammatory	MeOH	chicks	[79]
	antioxidant	MeOH	chicks	[79]
Fruits	antimicrobial	Hex	bacteria	[80]
Not specified/ Other	acetylcholinestrease enzyme inhibition	phenolic amides	*in vitro*	[81]
	antidiarrheal	EtOH-H_20	mice	[82]
	anti-inflammatory	phenolic amides	rats	[81]
	antimicrobial	EtOAc stem	bacteria	[80]
	antioxidant	MeOH stem; C-glycosylflavonoid	*in vitro*	[83]; [84]
	laxative	EtOH-H_20	mice	[82]
	prokinetic	EtOH-H_20	mice	[82]
	spasmodics/spasmolytics	EtOH-H_20	*in vitro*	[82]
	urease inhibitory	C-glycosylflavonoid	*in vitro*	[84]

EtOH: ethanol extract, EtOAc: ethyl acetate extract, H_20: aqueous extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract.

19. *Chrysophyllum albidum* G.Don

Table. Ethnomedicinal uses of *Chrysophyllum albidum* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	RepD	sexual weakness	maceration	Benin	[85]
		sterility	maceration	Benin	[85]
	ResD	asthma	decoction	Benin	[85]
		diabetes	decoction	Nigeria	[86]
		smallpox	decoction	Benin	[85]
Seeds	CarD	hemorrhoids	apply oil	Benin	[85]
	DerD	dermatological infections	ointment	Nigeria	[87]
	DigD	cholera	mixed maceration	Nigeria	[88]
		intestinal worms	crush and drink	Benin	[85]
	RepD	vaginal infections	ointment	Nigeria	[87]
		diabetes	decoction	Nigeria	[86]
Fruits	DigD	helminth infection	eat	Uganda	[89]
		avitaminosis	eat	Benin	[85]
		dental decay	maceration	Benin	[85]
		diabetes	decoction	Nigeria	[86]
		immunity booster	eat	Uganda	[89]
		malaria during pregnancy	eat	Nigeria; Uganda	[90]; [89]
		nausea		Nigeria	[91]
		yellow fever	eat	Uganda	[89]
Not specified	RepD	miscarriage		Nigeria	[86]
		STDs		Nigeria	[92]
		cancer		Nigeria	[86]
		diabetes	decoction	Nigeria	[86]
		inflammation		Nigeria	[86]
		pain		Nigeria	[86]
		parasites		Nigeria	[86]

CarD: cardiovascular disorders, DerD: dermatological disorders, DigD: digestive disorders, RepD: reproductive disorders, ResD: respiratory disorders.

Table. Bioactive properties of *Chrysophyllum albidum* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	antidiabetic/hypoglycemic/ anti-hyperglycemic	MeOH	rats	[93]
	antimicrobial	Chl, EtOH; Eoil; H_20	bacteria, fungi	[94]; [95]; [96]
	reproductive functions	EtOH	male rats	[97]
Seeds	antidiabetic/hypoglycemic/ anti-hyperglycemic	EtOH; MeOH	rats	[98,99]; [100]
	anti-inflammatory	alkaloid	rats	[101]
	anti-malaria	EtOH	mice	[90]
	antimicrobial	MeOH; H_20, PET; H_20; Eoil; EtOH	bacteria, fungi	[102]; [103]; [96]; [95,104,105]; [106]
	antinociceptive	alkaloid	mice	[101]
	antioxidant	alkaloid; Eoil; EtOH	*in vitro;* rats, *in vitro*	[101]; vs [95]; [98]
	hypolipidemic	EtOH	rats	[99]
	wound healing	Hex	rats	[107]
Fruits	anti-malaria	juice	mice	[90]
	antimicrobial	H_20, MeOH; Eoil	bacteria, fungi	[103]; [95]
	antioxidant	EtOH; MeOH; H_20; Eoil	*in vitro;* rats	[108,109]; [110]; [111]; vs [95]
	cardioprotective	H_20	rats	[112]
	hypolipidemic	EtOH	rats	[108]
	reproductive functions	MeOH	male rats	[113]
	neuroprotective	H_20	enzymes	[111]

Chl: chloroform, EtOH: ethanol extract, Eoil: essential oil, EtOAc: ethyl acetate extract, H_20: aqueous extract, Hex: hexane, MeOH: methanol extract, PET: petroleum ether.

20. *Alangium chinense* (Lour.) Harms

Table. Ethnomedicinal uses of *Alangium chinense* parts.

Part of the plant	Category	Medicinal condition treated	Method	Part of the world	References
Roots	LocD	arthritis		China	Xing et al., 2017, as cited by [114]
		rheumatism		China	Xing et al., 2017, as cited by [114]
		pain		China	Su, 1978, as cited in [115]
		relaxant		China	Su, 1978, as cited in [115]
		traumatic injury		China	Xing et al., 2017, as cited by [114]
Not specified	DigD	colic		Cameroon	[116]
		snakebites		China	Duke & Ayensu, 1985, as cited in [117]

DigD: digestive disorders, LocD: locomotor disorders.

Table. Bioactive properties of *Alangium chinense* parts.

Part of the plant	Activity	Extract and compound	Experimental model	References
Roots	anti-inflammatory	phenolic glycosides	cells	[118]
	antimicrobial	phenolics	virus	[119–121]
	antioxidant	phenolics	*in vitro*	[119,121]
Other	anti-inflammatory - rheumatoid arthritis	salicin	rats	[122]
	antitumor	pyridine alkaloids	cells	[114]

References

1. Maiga A, Malterud KE, Diallo D, Paulsen BS. Antioxidant and 15-lipoxygenase inhibitory activities of the Malian medicinal plants Diospyros abyssinica (Hiern) F. White (Ebenaceae), Lannea velutina A. Rich (Anacardiaceae) and Crossopteryx febrifuga (Afzel) Benth. (Rubiaceae). J Ethnopharmacol. 2006;104:132–7.
2. Okello S V, Nyunja RO, Netondo GW, Onyango JC. Ethnobotanical study of medicinal plants used by Sabaots of Mt.Elgon Kenya. African J Tradit Complement Altern Med. 2010;7:1–10.
3. Namukobe J, Kasenene JM, Kiremire BT, Byamukama R, Kamatenesi-Mugisha M, Krief S, et al. Traditional plants used for medicinal purposes by local communities around the Northern sector of Kibale National Park, Uganda. J Ethnopharmacol. 2011;136:236–45.
4. Nabukenya I, Rubaire-Akiiki C, Olila D, Ikwap K, Höglund J. Ethnopharmacological practices by livestock farmers in Uganda: survey experiences from Mpigi and Gulu districts. J Ethnobiol Ethnomed. 2014;10:9.

5. Diallo D, Marston A, Terreaux C, Toure Y, Paulsen BS, Hostettmann K. Screening of malian medicinal plants for antifungal, larvicidal, molluscicidal, antioxidant and radical scavenging activities. Phyther Res. 2001;15:401–6.
6. Moshi MJ, Innocent E, Masimba PJ, Otieno DF, Weisheit A, Mbabazi PK, et al. Antimicrobial and brine shrimp toxicity of some plants used in traditional medicine in Bukoba District, north-western Tanzania. Tanzan J Health Res. 2009;11:23–8.
7. Moshi MJ, Otieno DF, Mbabazi PK, Weisheit A. The ethnomedicine of the haya people of bugabo ward, Kagera region, north western Tanzania. J Ethnobiol Ethnomed. 2009;5:24.
8. Krief S. Métabolites secondaires des plantes et comportement animal: surveillance sanitaire et observations de l'alimentation des chimpanzés (Pan troglodytes schweinfurthii) en Ouganda. Activités biologiques et étude chimique de plantes consommées. 2003.
9. Lindsay RS, Hepper FN. Medicinal plants of Marakwet. Kenya, R Bot Gard Kew. 1978;
10. Mbuni YM, Wang S, Mwangi BN, Mbari NJ, Musili PM, Walter NO, et al. Medicinal plants and their traditional uses in local communities around Cherangani Hills, Western Kenya. Plants. 2020;9:1–16.
11. Wanzala W, Takken W, Mukabana WR, Pala AO, Hassanali A. Ethnoknowledge of Bukusu community on livestock tick prevention and control in Bungoma district, western Kenya. J Ethnopharmacol. 2012;140:298–324.
12. Kigen G, Kamuren Z, Njiru E, Wanjohi B, Kipkore W. Ethnomedical survey of the plants used by traditional healers in Narok County, Kenya. Evidence-Based Complement Altern Med. 2019;2019:1–8.
13. Glover PE, Stewart J, Gwynne MD. Masai and Kipsigis notes on East African plants. East African Agric For J. 1966;32:200–7.
14. Moshi MJ, Kagashe GAB, Mbwambo ZH. Plants used to treat epilepsy by Tanzanian traditional healers. J Ethnopharmacol. 2005;97:327–36.
15. Chayamiti T, Mwenje E, Mahamadi C. Spectrophotometric study of the anti-caseinolytic activity of root extracts of Teclea nobilis and Vepris zambesiaca on Bitis arietans venom. African J Pharm Pharmacol. 2013;7:1420–5.
16. Amenu E. Use and management of medicinal plants by indigenous people of Ejaji area (Chelya Woreda) West Shoa, Ethiopia: an ethnobotanical approach. Addis Ababa University; 2007.
17. Megersa M, Asfaw Z, Kelbessa E, Beyene A, Woldeab B. An ethnobotanical study of medicinal plants in Wayu Tuka District, East Welega Zone of Oromia Regional State, West Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2013;9:68.
18. Wasswa P, Olila D. The in-vitro ascaricidal activity of selected indigenous medicinal plants used in ethno veterinary practices in Uganda. African J Tradit Complement Altern Med. 2006;3:94–103.
19. Bussmann RW. Ethnobotany of the Samburu of Mt. Nyiru, South Turkana, Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2006;2:1–10.

20. Hamill FA, Apio S, Mubiru NK, Bukenya-Ziraba R, Mosango M. Traditional herbal drugs of Southern Uganda, II: literature analysis and antimicrobial assays. J Ethnopharmacol. 2003;84:57–78.
21. Lomchid P, Nasomjai P, Kanokmedhakul S, Boonmak J, Youngme S, Kanokmedhakul K. Bioactive lupane and hopane triterpenes from Lepisanthes senegalensis. Planta Med. 2017;83:334–40.
22. Johns T, Kokwaro JO, Kimanani EK. Herbal remedies of the Luo of Siaya District, Kenya: establishing quantitative criteria for consensus. Econ Bot. 1990;44:369–81.
23. Shil S, Choudhury MD, Das S. Indigenous knowledge of medicinal plants used by the Reang tribe of Tripura state of India. J Ethnopharmacol. 2014;152:135–41.
24. Bruschi P, Urso V, Solazzo D, Tonini M, Signorini MA. Traditional knowledge on ethno-veterinary and fodder plants in South Angola: an ethnobotanic field survey in Mopane woodlands in Bibala, Namibe province. J Agric Environ Int Dev. 2017;111:105–21.
25. Fall AD, Ibra S, Dieng M, Ndiaye-Sy A, Dieng M, Bassène E. Phytochemical screening and antioxidant activity of ethanol leaf extract of Aphania senegalensis (Juss. ex Poir.) Radlk. J Pharmacogn Phytochem. 2015;4:20–3.
26. Lembé DM, Sonfack A, Gouado I, Dimo T, Dongmo AB, Demasse MFA, et al. Evaluations of toxicity of Turraeanthus africanus (Méliaceae) in mice. Andrologia. 2009;41:341–7.
27. Ngemenya MN, Akam MT, Yong JN, Tane P, Fanso-Free SNY, Berzins K, et al. Antiplasmodial activities of some products from Turreanthus africanus (Meliaceae). Afr J Health Sci. 2006;13:33–9.
28. Djemgou PC, Gatsing D, Hegazy M-EF, Mohamed AE-HH, Ngandeu F, Tane P, et al. Turrealabdane, turreanone and an antisalmonellal agent from Turraeanthus africanus. Planta Med. 2010;76:165–71.
29. Vardamides JC, Dongmo AB, Meyer M, Ndom JC, Azebaze AGB, Zounda MRS, et al. Alkaloids from the stem bark of Turraeanthus africanus (Meliaceae). Chem Pharm Bull (Tokyo). 2006;54:1034–6.
30. Chenda LBN, Kouam SF, Lamshöft M, Kusari S, Talontsi FM, Ngadjui BT, et al. Isolation and characterization of six labdane diterpenes and one pregnane steroid of Turraeanthus africanus. Phytochemistry. 2014;103:137–44.
31. Tayman FS, Barku VYA, Opoku-Boahen Y, Seifert K, Grote D. Isolation of ent-labdane (+)-12,15-epoxylabda-8(17),12,14-trien-16-yl acetate from seeds of Turraeanthus africanus and its cytostatic/cytotoxic on the growth of cancer cells in vitro. Chem Nat Compd. 2006;42:46–8.
32. Kariuki DK, Miaron JO, Mugweru J, Kerubo LO. Antibacterial activity of five medicinal plant extracts used by the Maasai people of Kenya. BEST Int J Humanit , Arts, Med Sci. 2014;2:1–6.
33. Nanyingi MO, Mbaria JM, Lanyasunya AL, Wagate CG, Koros KB, Kaburia HF, et al. Ethnopharmacological survey of Samburu district, Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2008;4:1–12.

34. Njoroge GN, Kibunga JW. Herbal medicine acceptance, sources and utilization for diarrhoea management in a cosmopolitan urban area (Thika, Kenya). Afr J Ecol. 2007;45:65–70.
35. Kipkore W, Wanjohi B, Rono H, Kigen G. A study of the medicinal plants used by the Marakwet Community in Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2014;10:1–22.
36. Hines DA, Eckman K. Indigenous multipurpose trees of Tanzania: uses and economic benefits for people. Ottawa, ON, Canada: Cultural Survival Canada; 1993.
37. Kamatenesi-Mugisha M, Oryem-Origa H. Medicinal plants used to induce labour during childbirth in western Uganda. J Ethnopharmacol. 2007;109:1–9.
38. Njoroge GN, Bussmann RW. Traditional management of ear, nose and throat (ENT) diseases in Central Kenya. J Ethnobiol Ethnomed. 2006;2:1–9.
39. Mutwiwa C, Rotich B, Kauti M, Rithaa J. Ethnobotanical survey of medicinal plants in Mwala sub-county, Machakos County, Kenya. J Dis Med Plants. 2018;4:110–9.
40. Njoroge GN, Bussmann RW. Diversity and utilization of antimalarial ethnophytotherapeutic remedies among the Kikuyus (Central Kenya). J Ethnobiol Ethnomed. 2006;2:1–7.
41. Kamau L. Ethnomedicinal knowledge of the contemporary Maasai community in Kenya. Africa Environ Rev J. 2020;4:10–20.
42. Sori T, Merga B, Girma A, Ensurmu K. Medicinal plants in the ethnoveterinary practices of Borana pastoralists, Southern Ethiopia. Int J Appl Res Vet Med. 2004;2:220–5.
43. Matu EN, Van Staden J. Antibacterial and anti-inflammatory activities of some plants used for medicinal purposes in Kenya. J Ethnopharmacol. 2003;87:35–41.
44. Gichui WG. Antinociceptive activities of extracts of Croton megalocarpus hutch (Eurphobiaceae) using animal models. University of Nairobi; 2016.
45. Ehiagbonare JE, Onyibe HI, Ehiagbonare PO. Conservation studies on four medicinal taxa of South Nigeria. Sci Res Essays. 2008;3:040–5.
46. Ibe AE, Nwufo MI. Identification, collection and domestication of medicinal plants in Southeastern Nigeria. Africa Dev. 2005;30.
47. Ntchapda F, Dimo T, Atchade A de T, Mbongué Fandio YG. Effects of the aqueous extract leaves of Celtis durandii Engler (Ulmaceae) on constriction of rat aorta. Pharmacologyonline. 2009;1:424–31.
48. Tefera BN, Kim Y-D. Ethnobotanical study of medicinal plants in the Hawassa Zuria District, Sidama zone, Southern Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2019;15:25.
49. Kassa Z, Asfaw Z, Demissew S. An ethnobotanical study of medicinal plants in Sheka zone of Southern nations nationalities and peoples regional state, Ethiopia. J Ethnobiol Ethnomed. 2020;16:1–15.
50. Karunamoorthi K, Ilango K, Endale A. Ethnobotanical survey of knowledge and usage custom of traditional insect/mosquito repellent plants among the Ethiopian Oromo ethnic group. J Ethnopharmacol. 2009;125:224–9.
51. Chifundera K. Contribution to the inventory of medicinal plants from the Bushi area, South Kivu Province, Democratic Republic of Congo. Fitoterapia. 2001;72:351–68.
52. Zhiqun T, Jian Z, Junli Y, Chunzi W, Danju Z. Allelopathic effects of volatile organic compounds from Eucalyptus grandis rhizosphere soil on Eisenia fetida assessed using

avoidance bioassays, enzyme activity, and comet assays. Chemosphere. 2017;173:307–17.
53. Teke GN, Kuiate J-R, Kueté V, Teponno RB, Tapondjou LA, Vilarem G. Antidiarrheal activity of extracts and compound from Trilepisium madagascariense stem bark. Indian J Pharmacol. 2010;42:157.
54. Ampa R, Ahombo G, Nguimbi E, Diatewa M, Dimo T, Ouamba JM, et al. Evaluation of hypoglycemic, antihyperglycemic and antidiabetics properties of Trilepisium madagascariense D.C. Leeuwenberg (Moraceae). J Biotechnol Pharm Res. 2013;4:48–53.
55. Olajuyigbe OO, Onidu TE, Coopoosamy RM, Ashafa AOT, Afolayan AJ. Bioactive compounds and in vitro antimicrobial activities of ethanol stem bark extract of Trilepisium madagascariense DC. Int J Pharmacol. 2018;14:901–12.
56. Aboaba S, Ibitoye M. Chemical composition and toxicity profile of the essential oils of Bosqueia angolensis Ficalho and Berlinia grandiflora (Vahl) Hutch & Dalziel. Res Rev A J Toxicol. 2018;8:15–20.
57. Awas T, Demissew S. Ethnobotanical study of medicinal plants in Kafficho people, southwestern Ethiopia. In: Ege S, Aspen H, Teferra B, Bekele S, editors. 16th Int Conf Ethiop Stud (Vol 3). Trondheim, Norway; 2009. p. 711–26.
58. Olodude SO, Odekanyin OO, Fatokun AB. Evaluation of antioxidant and carbohydrate hydrolyzing enzymes inhibitory activities of Trilepisium madagascariense seeds Hemagglut. J Pharm Biol Sci. 2017;12:29–41.
59. Kamau LN, Mbaabu PM, Mbaria JM, Gathumbi PK, Kiama SG. Ethnobotanical survey and threats to medicinal plants traditionally used for the management of human diseases in Nyeri County, Kenya. Tang. 2016;6:e21.
60. Terashima H, Kalala S, Malasi N. Ethnobotany of the Lega in the tropical rain forest of Eastern Zaire: part one, zone de Mwenga. Afr Study Monogr. 1991;15:1–60.
61. Maffo T, Melong R, Nganteng DND, Wafo P, Ali MS, Ngadjui BT. Neomacrodione: a new degraded diterpenoid from the roots of Neoboutonia macrocalyx Beng (Euphorbiaceae). Nat Prod Res. 2018;32:85–90.
62. Omino EA, Kokwaro JO. Ethnobotany of Apocynaceae species in Kenya. J Ethnopharmacol. 1993;40:167–80.
63. Salinitro M, Vicentini R, Bonomi C, Tassoni A. Traditional knowledge on wild and cultivated plants in the Kilombero Valley (Morogoro Region, Tanzania). J Ethnobiol Ethnomed. 2017;13:1–14.
64. Vergiat A-M. Plantes magiques et médicinales des Féticheurs de l'Oubangui (Région de Bangui) (3e partie). J Agric Trop Bot Appl. 1969;16:418–56.
65. Erhenhi AH, Obadoni BO. Known medicinal and aphrodisiac plants of Urhonigbe forest reserve, Edo State, Nigeria. J Med Plants Stud. 2015;3:101–6.
66. Burkill HM. The useful plants of West Tropical Africa. Vol. 1. Families AD. No. Ed. 2. Royal Botanic Gardens; 1985.
67. Akinsoji A, Omoigui D, Ogunyebi L. Ethnobotanical study of Buru community forest, Taraba state, Nigeria. Ruhuna J Sci. 2020;11:157–65.

68. Muthaura CN, Keriko JM, Mutai C, Yenesew A, Gathirwa JW, Irungu BN, et al. Antiplasmodial potential of traditional antimalarial phytotherapy remedies used by the Kwale community of the Kenyan Coast. J Ethnopharmacol. 2015;170:148–57.
69. Duru CM, Mbata TI. The antimicrobial activities and phytochemical screening of ethanolic leaf extracts of Hedranthera barteri Hook and Tabernaemontana pachysiphon Stapf. J Dev Biol Tissue Eng. 2010;2:1–4.
70. van Beek TA, Kuijlaars FLC, Thomassen PHAM, Verpoorte R, Baerheim Svendsen A. Antimicrobially active alkaloids from Tabernaemontana pachysiphon. Phytochemistry. 1984;23:1771–8.
71. Uwumarongie HO, Onwukaeme DN, Obasuyi O. Antimicrobial activity of the methanolic leaf extract of Tabernaemontana pachysiphon stapf. (Apocynaceae). Niger J Nat Prod Med. 2007;11:23–5.
72. Dickson RA, Fleischer TC, Ekuadzi E, Komlaga G. Anti-inflammatory, anti-oxydant, and selective anti-bacterial effects of Euadenia eminens root bark. African J Tradit Complement Altern Med. 2012;9:271–6.
73. Tsouh Fokou PV, Nyarko AK, Appiah-Opong R, Tchokouaha Yamthe LR, Addo P, Asante IK, et al. Ethnopharmacological reports on anti-Buruli ulcer medicinal plants in three West African countries. J Ethnopharmacol. 2015;172:297–311.
74. Bouquet A, Debray M. Plantes médicinales de la Côte d'Ivoire. 1974.
75. Koduru S, Grierson DS, Afolayan AJ. Ethnobotanical information of medicinal plants used for treatment of cancer in the Eastern Cape Province, South Africa. Curr Sci. 2007;92:906–8.
76. Kibuuka MS, Anywar G. Medicinal plant species used in the management of hernia by traditional medicine practitioners in central Uganda. Ethnobot Res Appl. 2015;14:289–98.
77. Seukep AJ, Noumedem JAK, Djeussi DE, Kuete V. Genotoxicity and teratogenicity of African medicinal plants. Toxicol Surv African Med Plants. Elsevier; 2014. p. 235–76.
78. Nyunaï N. Celtis africana Burm f. In: Lemmens RHMJ, Louppe D, Oteng-Amoako AA, editors. Ressources végétales l'Afrique Trop Prota 7 bois d'oeuvre 2. 2012. p. 188–90.
79. Borquaye LS, Saah SA, Adu-Poku D, Adu-Gyamfi L, Bitian K, Bambil W. Anti-inflammatory, antioxidant and total phenolic content of the ethanolic extracts of Celtis africana Burm. f. Curr Sci Perspect. 2020;6:43–9.
80. Nchabeleng EK. Determination of biological activity of Celtis africana extracts and its endophytic microflora and mycoflora. 2017.
81. Al-Taweel AM, Perveen S, El-Shafae AM, Fawzy GA, Malik A, Afza N, et al. Bioactive phenolic amides from Celtis africana. Molecules. 2012;17:2675–82.
82. Khan A, Najeeb-ur- Rehman AM, Al-Taweel, Shagufta Perveen GAF, Gilani A-H. Studies on prokinetic, laxative, antidiarrheal and gut modulatory activities of the aqueous-methanol extract of Celtis africana and underlying mechanisms. Int J Pharmacol. 2012;8:701–7.
83. Adedapo AA, Jimoh FO, Afolayan AJ, Masika PJ. Antioxidant properties of the methanol extracts of the leaves and stems of Celtis africana. Rec Nat Prod. 2009;3:23–31.

84. Perveen S, El-Shafae AM, Al-Taweel AM, Fawzy GA, Malik A, Afza N, et al. Antioxidant and urease inhibitory C-glycosylflavonoids from Celtis africana. J Asian Nat Prod Res. 2011;13:799–804.
85. Houessou LG, Lougbegnon TO, Gbesso FGH, Anagonou LES, Sinsin B. Ethnobotanical study of the African star apple (Chrysophyllum albidum G. Don) in the Southern Benin (West Africa). J Ethnobiol Ethnomed. 2012;8:40.
86. Ezuruike UF, Prieto JM. The use of plants in the traditional management of diabetes in Nigeria: Pharmacological and toxicological considerations. J Ethnopharmacol. 2014;155:857–924.
87. Adebayo AH, Abolaji AO, Opata TK, Adegbenro IK. Effects of ethanolic leaf extract of Chrysophyllum albidum G. on biochemical and haematological parameters of albino Wistar rats. African J. 2010;9:2145–50.
88. Sonibare MA, Abegunde RB. Ethnobotanical study of medicinal plants used by the Laniba village people in South Western Nigeria. African J Pharmacol Ther. 2012;6:1726–32.
89. Okullo JBL, Omujal F, Bigirimana C, Isubikalu P, Malinga M, Bizuru E, et al. Ethnomedicinal uses of selected indigenous fruit trees from the lake Victoria basin districts in Uganda. J Med Plant Stud. 2014;2:78–88.
90. Ihekwereme CP, Okoye FK, Agu SC, Oli AN. Traditional consumption of the fruit pulp of Chrysophyllum albidum (Sapotaceae) in pregnancy may be serving as an intermittent preventive therapy against malaria infection. Anc Sci Life. 2017;36:191–5.
91. Aiyeloja AA, Bello OA. Ethnobotanical potentials of common herbs in Nigeria: a case study of Enugu state. Educ Res Rev. 2006;1:16–22.
92. Kayode J, Aleshinloye L, Ige OE. Ethnomedicinal use of plant species in Ijesa land of Osun state, Nigeria. Ethnobot Leafl. 2008;12:164–70.
93. Anna IC, Omolara SA, Akudo NA, Chinne ME. Haematological and blood glucose evaluation in rats treated with methanolic root bark extract of Chrysophyllum albidum. Int J Biomed Sci. 2021;
94. Idu M, Obayagbona NO, Oshomoh EO, Erhabor JO. Phytochemicals of Chrysophyllum albidum, Dacryodes edulis, Garcinia kola chloroform and ethanolic root extracts and their antimicrobial properties. J Intercult Ethnopharmacol. 2014;3:15–20.
95. Ishola FT, Aboaba SA, Choudhary MI, Ekundayo O. Chemical and biological assessments of the essential oils of Chrysophyllum albidum G. Don. J Agric Sci Technol A. 2017;7:234–45.
96. Okoli BJ, Okere OS. Antimicrobial activity of the phytochemical constituents of Chrysophyllum albidum G.Don_Holl. (African star apple) plant. J Res Natl Dev. 2010;8:301–11.
97. Onyeka CA, Aligwekwe AU, Olawuyi TS, Nwakanma AA, Kalu EC, Oyeyemi AW. Antifertility effects of ethanolic root bark extract of Chrysophyllum albidum in male albino rats. Int J Appl Res Nat Prod. 2012;5:12–7.

98. Godwill EA, Unaegbu M, Esther AU, Gloria OA, Kingsley AN, Aiyegoro OA, et al. Antioxidant and antidiabetic activities of the seed and leaf extracts of Chrysophyllum albidum. Asian Pacific J Trop Dis. 2016;6:642–9.
99. Olorunnisola OS, Amao S, Ehigie LO, Ajayi AF. Anti-hyperglycemic and hypolipidemic effect of ethanolic extact of Chrysophyllum albidum seed cotyledon in Alloxan induced-diabetic rats. Res J Appl Sci. 2008;3:123–7.
100. Omoboyowa DA, Igara EC, Otuchristian G, Olugu KD. Anti-diabetic activity of methanolic extract of seed cotyledon of Chrysophyllum albidum in alloxan-induced diabetic rats. Biokemistri. 2016;28:88–95.
101. Idowu TO, Iwalewa EO, Aderogba MA, Akinpelu BA, Ogundaini AO. Biochemical and behavioural effects of eleagnine from Chrysophyllum albidum. J Biol Sci. 2006;6:1029–34.
102. Idowu TO, Onawunmi GO, Ogundaini AO, Adesanya SA. Antimicrobial constituents of Chrysophyllum albidum seed cotyledons. Niger J Nat Prod Med. 2003;7:33–6.
103. George OA, Adenipekun EO, Fasogbon SA, Oparanozie JA. Antimicrobial activities of Chrysophyllum albidum leaves, fruits and seeds. Am J Biomed Sci. 2018;10:28–44.
104. Osuntokun OT, Ayegbusi BL, Yusuf-Babatunde AM, Ige OO. Assessment of antimicrobial, phytochemical screening and gas chromatography-mass spectrophotometric profile of crude Chrysophyllum albidum essential oil. Chem Res J. 2017;2:68–85.
105. Ugbogu OC, Akukwe AR. The antimicrobial effect of oils from Pentaclethra macrophylla Bent, Chrysophyllum albidum G. Don and Persea gratissima Gaerth F on some local clinical bacteria isolates. African J Biotechnol. 2009;8:285–7.
106. Oputah SL, Ajanaku KO, Mordi RC, Olugbuyiro JAO, Olorunshola SJ, Azuh DE. Phytochemical and antibacterial properties of ethanolic seed extracts of Chrysophyllum albidum (African star apple). Orient J Phys Sci. 2016;1.
107. Babatunde O, Oladeji RD, Ajayi IA. Evaluation of wound healing potential of Chrysophyllum albidum hexane seed extract in wistar rat. J Biomed Res Clin Pract. 2019;2:82–90.
108. Ajayi AM, Diya OO, Adedapo ADA, Ajayi AM, Diya OO, Adedapo ADA. Hypolipidemic effect of Chrysophyllum albidum peel extract and its underlying antioxidant mechanisms in normal and Triton-X-100-induced hyperlipidemic rats. J Diet Suppl. 2019;0:1–19.
109. Arueya GL, Ugwu GF. Development and evaluation of African star apple (Chrysophyllum albidum) based food supplement and its potential in combating oxidative stress. J Funct Foods. 2017;33:376–85.
110. Asare IK, Okyere AA, Duah-bissiw D, Ofosu DO, Darfour B. Nutritional and phytochemical constituents of the African star apple (Chrysophyllum albidum g. Don). Ann Food Sci Technol. 2015;
111. Oboh G, Adebayo AA, Ejakpovi II, Ogunsuyi OB, Boligon AA. Phenolic profiling and in vitro antioxidant, anticholinesterase, and antimonoamine oxidase properties of aqueous extract of African star apple (Chrysophyllum albidum) fruit parts. J Food Biochem. 2018;42:e12568.

112. Akinlusi IA, Akinpelu BA, Morakinyo AE, Adeleke AM, Oyedepo TA, Oyedapo OO. Cardioprotective potentials of aqueous extract of Chrysophyllum albidum (G. Don-Holl.) pulp on isoproterenol-induced cardiotoxicity in wistar rats. Am J Cardiovasc Dis Res. 2019;6:15–22.
113. Ogunwole E, Mangai EU. The effect of Chrysophyllum albidum fruit on testicular functions in rats. Andrologia. 2019;51:e13307.
114. Wei X, Yang J, Dai Z, Yu H, Ding C, Khan A, et al. Antitumor pyridine alkaloids hybrid with diverse units from Alangium chinense. Tetrahedron Lett. 2020;61:151502.
115. Itoh A, Tanahashi T, Ikejima S, Inoue M, Nagakura N, Inoue K, et al. Five phenolic glycosides from Alangium chinense. J Nat Prod. 2000;63:95–8.
116. Tchouamo IR, Njoukam R. Etude de quelques ligneux utilises en médecine traditionnelle par les Bamileke des Hauts-Plateaux de l'Ouest du Cameroun. 2000.
117. Houghton PJ, Osibogun IM. Flowering plants used against snakebite. J Ethnopharmacol. 1993;39:1–29.
118. Yue Y, Xiang Z, Chen J. Two new compounds with anti-inflammatory activity from Alangium chinense. Nat Prod Res. Taylor & Francis; 2020;1–5.
119. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Ma SG, Li L, Qu J, et al. Phenolic constituents from the roots of Alangium chinense. Chinese Chem Lett. 2017;28:32–6.
120. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Li L, Ma SG, Qu J, et al. Terpenoids from the roots of Alangium chinense. J Asian Nat Prod Res. 2015;17:1025–38.
121. Zhang Y, Liu YB, Li Y, Ma SG, Li L, Qu J, et al. Sesquiterpenes and alkaloids from the roots of Alangium chinense. J Nat Prod. 2013;76:1058–63.
122. Zhai K, Duan H, Khan GJ, Xu H, Han F, Cao W, et al. Salicin from Alangium chinense ameliorates rheumatoid arthritis by modulating the Nrf2-HO-1-ROS pathways. J Agric Food Chem. 2018;66:6073–82.

Conclusion et transition

Dans le chapitre 3, on décrit les nombreuses propriétés biologiques et ethnomédicinales qui sont reconnues dans les espèces d'arbres présentes dans l'habitat des chimpanzés, plus particulièrement dans leurs feuilles. Il est intéressant de noter que les quatre espèces d'arbres utilisées comme répulsifs ou insecticides dans certaines communautés humaines sont des espèces d'arbres sélectionnées par les chimpanzés pour construire leurs nids. Trois espèces d'arbres utilisées pour les nids et une seule espèce d'arbre abondante ont été testées et se sont révélées avoir des activités répulsives, larvicides ou pesticides contre certaines espèces d'insectes comme les tiques, moustiques ou coléoptères.

Dans le chapitre suivant, nous étudions les propriétés répulsives de l'ensemble des 20 espèces d'arbres (10 espèces utilisées pour les nids et 10 espèces non choisies) ainsi que leurs propriétés biomécaniques. L'objectif est ici de déterminer ce qui dirige la sélectivité des espèces d'arbres lors de la construction des nids chez les chimpanzés de Sebitoli : la répulsivité et/ ou les propriétés biomécaniques des branches.

CHAPITRE 4 . COMMENT LES CHIMPANZÉS SÉLECTIONNENT LES ESPÈCES D'ARBRES POUR LEUR NIDS ?



I) Article: Repellent activity against *Anopheles gambiae* of the leaves of nesting trees in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park, Uganda

Lacroux et al. Malaria Journal (2022) 21:271
https://doi.org/10.1186/s12936-022-04291-7

Malaria Journal

RESEARCH **Open Access**

Repellent activity against *Anopheles gambiae* of the leaves of nesting trees in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park, Uganda

Camille Lacroux[1,2,3,4*], Emmanuelle Pouydebat[2], Marie Rossignol[5], Sophie Durand[4], Alfred Aleeje[3], Edward Asalu[6], Fabrice Chandre[5] and Sabrina Krief[1,3]

Abstract

Background: Every evening, chimpanzees (*Pan troglodytes*) build a sleeping platform so called "nest" by intertwining branches of tree. Most of chimpanzees' communities studied have a preference for tree species in which they nest. As female mosquitoes are feeding on the blood of their host at nighttime, chimpanzees may prevent being disturbed and bitten by mosquitoes by selecting tree species having properties to repel them.

Methods: To test the hypothesis that chimpanzees choose tree species for their aromatic properties, data related to 1,081 nesting trees built between 2017 and 2019 in the Sebitoli community of Kibale National Park (Uganda) were analysed. The 10 most used trees were compared to the 10 most common trees in the habitat that were not preferred for nesting. Leaves from the 20 trees species were collected and hydro-distillated to obtain essential oils and one of the by-products for behavioural bioassays against females of the African mosquito, *Anopheles gambiae*.

Results: Sebitoli chimpanzees showed tree preferences: 10 species correspond to more than 80% of the nesting trees. Out of the essential oil obtained from the 10 nesting trees, 7 extracts for at least one concentration tested showed spatial repellency, 7 were irritant by contact and none were toxic. In the other hand, for the abundant trees in their habitat not used by chimpanzees, only 3 were repellent and 5 irritants.

Discussion and conclusion: This study contributes to evidence that chimpanzees, to avoid annoying mosquitoes, may select their nesting trees according to their repellent properties (linked to chemical parameters), a potential inspiration for human health.

Keywords: Essential oil, Self-medication, *Anopheles gambiae*, *Pan troglodytes schweinfurthii*, Sleeping platform

*Correspondence: camille.lacroux@gmail.com

[1] UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-Anthropologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Musée de L'Homme, 17 place du Trocadéro, 75116 Paris, France
Full list of author information is available at the end of the article

Résumé

Chaque soir, les chimpanzés (*Pan troglodytes*) construisent une plate-forme de couchage appelée "nid" en entrelaçant des branches d'arbre. La plupart des communautés de chimpanzés étudiées sont sélectifs quant aux espèces d'arbres dans lesquels ils font leur nid. Comme les moustiques femelles se nourrissent du sang de leur hôte pendant la nuit, les chimpanzés peuvent éviter d'être dérangés et piqués par les moustiques en sélectionnant des espèces d'arbres ayant des propriétés qui les repoussent.

Pour tester l'hypothèse selon laquelle les chimpanzés choisissent des espèces d'arbres pour leurs propriétés répulsives, les données relatives à 1 081 arbres utilisés pour les nids construits entre 2017 et 2019 dans la communauté Sebitoli du parc national de Kibale (Ouganda) ont été analysées. Les 10 arbres les plus utilisés ont été comparés aux 10 arbres les plus courants dans l'habitat et qui n'étaient pas préférés pour les nids. Les feuilles des 20 espèces d'arbres ont été collectées et hydrodistillées pour obtenir des huiles essentielles et un des sous-produits pour des tests biologiques comportementaux contre les femelles du moustique africain, *Anopheles gambiae*.

Les chimpanzés de Sebitoli ont ainsi montré des préférences pour les arbres : 10 espèces correspondent à plus de 80% des arbres de nidification. Pour les huiles essentielles obtenues à partir des 10 arbre-nids, 7 d’entre elles ont montré une répulsion spatiale pour au moins une concentration testée, 7 étaient irritantes par contact et aucun n'était toxique. En revanche, pour les arbres abondants dans leur habitat non utilisés par les chimpanzés, seuls 3 étaient répulsifs et 5 irritants.

Cette étude contribue à démontrer que les chimpanzés, pour éviter les moustiques gênants, peuvent sélectionner leurs arbres de nidification en fonction de leurs propriétés répulsives (liées à des paramètres chimiques), une inspiration potentielle pour la santé humaine.

Background

Every evening, all great apes—the seven species of the genus *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*—build sleeping platforms commonly called ‘nests’ in which they will spend the night [1]. They intertwine branches or stems and foliage to build a construction which is mostly in trees but might also be on the ground for gorillas [2, 3]. The primary function of this ape shelters is to provide a stable and comfortable support to sleep. Additional functions have been proposed: (i) arboreal nests may reduce the incidence of night predation [4], (ii) a layer of insulation may help thermoregulation [5, 6], and (iii) it may provide a physical or chemical barrier against pathogens orparasites [5–7]. The nest height and the location of the nesting site may also provide some advantage to prevent insects bites [8]. Such features might be advantageous to avoid disease transmission because night is a key period when female mosquitoes take their blood meal and may be vectors of disease when infected.

These hypotheses focused on the function of the nest itself or the reasons behind arboreal versus terrestrial nests. Interestingly, populations of chimpanzees across all the sites studied appear to select particular tree species for nesting. This behaviour raises questions behind the choice of the tree species itself. Two major frameworks have been expressed to explain tree species preference: biomechanical (comfort) and/or biochemical (repellent) reasons. The most preferred nesting tree of the chimpanzee community from the Toro-Semliki Wildlife Reserve (Uganda), *Cynometra alexandri* appeared to be more comfortable by offering firmer and more stable support for the nest with thick foliage [9]. Hypothetically, apes may also prefer trees that release chemical compounds that are naturally repellent or that mask their odour for antipathogen reasons [6]. Indeed, orang-utans occasionally cover their nest with branches from a different species having known mosquito-repellent activity (Largo et al., 2009, as cited in [10]). One preliminary study has shown that chimpanzees from the Toro-Semliki Wildlife Reserve in Uganda preferentially choose a tree that experimentally deter flying arthropods in the field [10]. Even, if the function and the duration of its use are different, some birds also used specific plants to build or add to their nest structure [11–14]. An antipathogen function was also suggested for their nest, where birds could use plant fragments with repellent or antimicrobial activity to help controlling pest and/or pathogen populations [11, 12, 15]. Some of these plants, like *Lavandula stoechas* or *Achillea ligustica* actually possess chemical compounds that are distilled and used

by humans to make aromatic household cleaners, herbal medicines, and household disinfectants [14, 16]. Evidences of external use of medicinal plants by vertebrates occurred in other contexts like anointing behaviour in numerous primates species (*Cebus sp*. [17–19]; *Leontopithecus chrysomelas* [20]; *Pongo pygmaeus* [21]; and *Sapajus sp.* [17]). They have been observed topically applying plant material which contain secondary compounds like carvone, eugenol, linalool or apiole that are known to have anti-insect activity and/or medicinal benefits [18]. The anti-insect activity of a product, natural or chemical, can have different modes of action. The product can reduce vector–host contact: (i) a spatial repellent effect, i.e. odour causes a shifting of vectors away from the source; (ii) a contact irritant effect, i.e. insects move away after contact; (iii) an anti-feedant effect, i.e. blood feeding inhibition of female mosquitoes, and iv) toxic effect, i.e. a knock down and mortality effect [22, 23].

Humans have been taking advantage of these properties found in some plants to develop efficient products. Indeed, numerous studies report bioactive molecules from various plants, mostly small volatile and aromatic compounds that can be found in essential oils [24, 25]. For example, essential oil of *Cymbopogon winterianus*, *Cinnamomum zeylanicum* and *Thymus vulgaris* showed independently spatial repellent, contact irritant and toxic effect [26]. In addition, the process to obtain essential oil create a by-product, i.e. hydrolat, that have been proved to be valuable with bio-activities [27, 28].

In this study, first tree species in which wild chimpanzees of the Sebitoli community in Kibale National Park, Uganda, were investigated to see if there was selection. The Sebitoli habituated community belongs to the same population than two previously studied communities, where it was shown that at the height and altitude of their nests, mosquitoes were less abundant [8]. Further, if selection was confirmed, we examined whether this tree species selection could be explained by the potential insect deterrent effects of the leaves. Essential oils and hydrolats obtained from the hydro-distillation of leaves from trees selected by chimpanzees for nesting over other trees in their habitat were tested in behavioural assays (repellent, irritant and toxic) against an African mosquito, *Anopheles gambiae*. A further justification to the study is to use the information about chimpanzee tree nesting as a procedure to screen potential trees to identify those with repellent properties. This information could potentially be used to develop new repellents for use by humans to minimize contact with vector mosquitoes.

Methods

Study site—nesting behaviour

The study took place in the Sebitoli area located at the extreme North part of the Kibale National Park in Western Uganda (795 km^2, 0°13′-0°41′N and 30°19′-30°32′E1 [29]). This Park is composed of a mid-altitude forest with high plant and animal diversity [30]. The climate of this equatorial area is composed of two rainy (from March to May, and September to November) and two dry seasons in between. The elevation is between 1110 and 1590 m, and the rainfall averages 1700 mm per year (https:// ugandawildlife.org/https://ugandawildlife.org/, [31]). There is a gradient across the park marked by an increase in temperature and a decrease in rainfall from North to South [32]. The Sebitoli area, at the extreme Northern part of the park, thus characterized by lower temperature and higher rainfalls compared to other studied areas in the park. It is surrounded by many agricultural parcels such as small farms with food crops, tea and eucalyptus plantations. The Sebitoli forest is composed of 35% regeneration forest, 35% degraded forest, 14% mature forest and 14% terrestrial herbaceous vegetation [33]. The proportions of mature and regenerating forests are low compared to far Southern Ngogo chimpanzee territory, but quite similar to Kanyawara where the previous survey on mosquito and nest distribution was conducted [8]. Since 2009, the Sebitoli Chimpanzee Project team started a habituation process and monitored daily the chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) community that counts around 100 individuals, with 66 identified. Field assistants followed individuals daily, arriving at the nesting site before chimpanzees leave their nest to the time of nest construction. As soon as the chimpanzee habituation was sufficient to clearly identified individuals and follow them from nest to nest (2017), the identity of chimpanzees presents at the nesting site, the coordinates, the plant species used in the sleeping platform were recorded by the Sebitoli Chimpanzee Project team.

Data from June 2017 to June 2019 were analysed to determine the most frequent tree species used. A previous tree census from the same area, was conducted in 80 plots covering 26.3 ha in total. In order to be representative of the territory of the Sebitoli chimpanzees, the number and the locations of the plots in each type of vegetation were decided according to land-cover classes determined with satellite images (methods described in [34]). This survey recorded the

occurrence of 95 tree species. To obtain the control tree species, the first ten species abundant but not or rarely used by chimpanzees (less than 1% of nest) were selected.

Essential oils and hydrolats

Between 1 and 30 kg of fresh leaves were harvested from the 10 "nesting" tree species during the study period and the 10 "abundant" tree species. The tree species were collected in 2006 in Kibale National Park and determined at the herbarium of the Laboratoire de Phanérogamie at the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) where voucher specimens have been deposited [35]. Two remained unknown despite attempted morphological identification and DNA sequencing. The leaves were air-dried and stored in a cool and dark place. Up to 500 g of shredded dry leaves were processed by hydrodistillation in a Clevenger apparatus (REUS, Contes, France) to extract the potential essential oils. To do this, the distillation chamber, filled with 6 to 8 L of water and the leaves, was heated until reaching a boiling state for three to four hours. The distillate was collected in a separating funnel in which the essential oil, if present was on top of the lower aqueous part known as the hydrolat. Essential oils and hydrolats were separately kept in a stoppered vial at 4 °C until there were tested for further mosquito bioassays. The yield of essential oil (%) is the ratio of the essential oil weight (g) divided per the dry leaves weight (100 g).

Mosquitoes

Biological assays were conducted on female *An. gambiae* from the susceptible reference strain Kisumu reared at LIN-IRD in Montpellier, France. As a component of colony maintenance, the insecticide susceptibility of this strain was confirmed using World Health Organization (WHO) diagnostic concentrations (i.e. 4% DDT, 0.75% permethrin) and its genotypes for *kdr* and *ace*.1R mutations are controlled by PCR every 4 months. The colony is maintained in a climatic room at 27 ± 2 °C and 80 ± 10% relative humidity and with a photoperiod cycle of 12:12 h (light:dark). Larvae are fed with fish food and adults with 10% honey solution. Mosquito females used in the bioassays were 2 to 7 days old.

Bioassays

Behavioural bioassays testing the activities of the essential oils and the hydrolats were done following and adapting the methods of a previous work (details and figures in [26]). For the essential oils with sufficient quantity, solutions were prepared, when possible, at 0.1 and 1% (volume/volume) diluted in a solvent constituted by 2/3 ethanol and 1/3 silicone oil (Dow CorningH 556 fluid). These concentrations were chosen after preliminary assays and based on published data [26]. For the 20 hydrolats, the solutions were not diluted and used at 100% concentration. To avoid any contamination, essential oil and hydrolats of only one plant were tested per day. The tests were conducted with papers being treated with a positive concentration gradient.

Three different assays were performed: spatial repellent, contact irritancy and toxicity. The minimum necessary quantity for the assays was uniformly deposited: 3.3 mL of a solution (essential oil with a given density of 0.9 g/ mL or hydrolat) on 13 × 30 cm chromatography papers for spatial repellent assays, and 2 mL on 12 × 15 cm chromatography papers for contact irritancy and toxicity assays. Papers of the same sizes were also treated with 3.3 mL or 2 mL of solvent (ethanol-silicone or water) to be used as a negative control. All treated papers (three replicates each) were allowed to dry at room temperature for one hour before the test. To perform all mosquitoes' assays at all concentrations with three replicates, more than 0.16 g of essential oil is needed. To perform all mosquitoes' assays at 0.1% concentration of essential oil, at least 0.02 g is needed. When quantity was not enough for all assays at a given concentration, spatial repellency assays were prioritized.

Spatial repellent assays. The high-throughput screening system (HTSS) used had two chambers of 30 x 10 cm [36]. Treated chromatograph papers, with products or with only the solvent, were rolled around the inner sur face of one chamber. In parallel, chromatograph papers without treatment were rolled around the inner surface of the other chamber. Thus, the two chambers, treated and untreated, were exposed to an equivalent ambient light. A polyethylene net of 0.3 mm mesh was inserted preventing direct mosquito contact with the treated paper. Two end caps covered both sides of the HTSS with a closable mosquito entry. Between the untreated and treated chambers, there was a 'butterfly' valve that allowed or not allowed mosquitoes to pass from a chamber to another. During assays, the HTSS was held steady and parallel to the bench top.

For each assay, around 20 female mosquitoes were transferred using mechanical aspiration into the treated chamber. After a 10 s acclimatization period, the butterfly valve was opened for 10 min. Mosquitoes moving from the treated to the untreated chamber were termed “escaped”. Conversely, mosquitoes remaining in the treated chamber were referred to as “stayed”. At the end of the test, the butterfly valve was closed and the number of mosquitoes “escaped” and “stayed” were recorded after a CO_2 anesthesia. Tests for a given product were considered valid when less than 20% of “escaped” mosquitoes in the three control replicates. The ability of a plant extract to repel mosquitoes was estimated by the proportion of “escaped” mosquitoes: the higher (combining all replicates), the stronger the spatial repellency effect.

Contact irritancy assays. These assays were performed with standard WHO test kit [37] with two tubes of 12 x 4 cm separated by a slide unit. The inner surface of a tube is covered with a treated chromatograph paper (solution or solvent), when the other tube with an untreated chromatograph paper. The mosquitoes are in direct contact with the papers.

For each test, around 20 female mosquitoes were initially placed inside the treated tube through the small hole in the slide unit. Then, the untreated tube was attached to the opposite side of the apparatus. After a 10 s acclimatization period, the slide unit was opened for 10 min, allowing the mosquitoes to move freely from one tube to the other. Mosquitoes moving from the treated to the untreated tube were considered “escaped”. Conversely, mosquitoes that remained in the treated tube were referred as “stayed”. Once the slide valve was closed, the number of mosquitoes “escaped” and “stayed” in each tube was recorded. For each product, the tests were considered valid when the proportion of “escaped” mosquitoes in the three control replicates was less than 50%. The contact irritant activity of a product was estimated on the basis of the proportion of “escaped” mosquitoes for the three replicates, with high activity resulting in high proportions.

Toxicity assays. Toxicity assays were performed using the previously cited standard WHO test kit used for the contact irritancy assay. After an acclimatisation period of 30 min, a mean of 25 female mosquitoes were exposed for 1 h to the product or solvent in the tested tube. The mosquitoes were then transferred to an untreated tube containing a 10% sucrose solution and maintained at 27 °C and 80% relative humidity. The number of dead and live *An. gambiae* was recorded after 24 h. The test was considered valid when there were less than 10% dead

mosquitoes in the control (the three papers treated with the solvent). The toxic effect of each product was expressed as the proportion of dead mosquitoes.

Data analysis

All statistical analyses were performed using R software, version 3.3.2 (R Core Team, 2016). To analyse tree selectivity in detail, a chi-squared test of independence was used to compare the frequencies of tree species used by chimpanzees for nesting with their recorded occurrence in the plots. Then, post-hoc comparisons with the standardized residuals were performed [38]. When the absolute value of standardized residuals is larger than 1.96, the observed frequency of the species is significantly different from the expected value at a probability level of 0.05. The tree species is considered as being selected and thus "preferred" (> 1.96) or "disfavoured" (< −1.96), the species can also be "indifferent" (−1.96 < standardized residuals < 1.96) according to their occurrence in the habitat. In the following analyses, the species most frequently used for nesting will be named "nesting" trees, and compared to "abundant" trees.

The proportions of escaped or dead mosquitoes in control and treated assays were compared using Fisher's exact test by pooling the replicates. The proportions of escaped or dead mosquitoes were corrected by the control assay values using Abbot's formula [39]. To compare the properties of the two datasets of trees (nesting vs abundant and preferred vs disfavoured), Fisher's exact test adapted to small sample size was used on the proportions of species showing a significant activity for at least one solution.

Results

Nesting preference

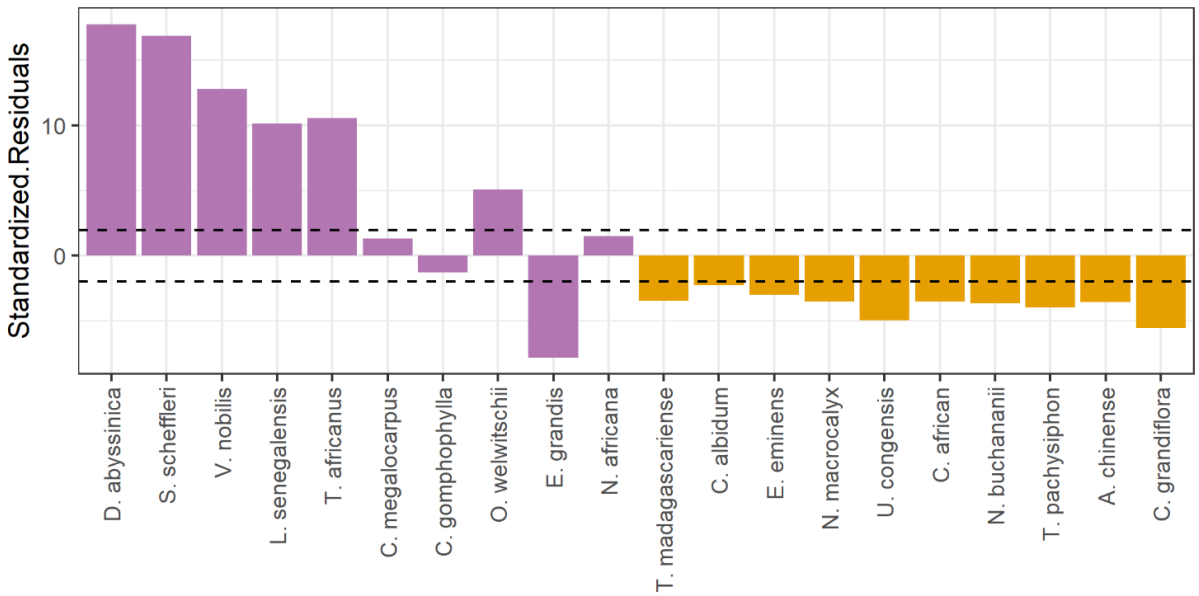
Between 2017 and 2019, 1081 nests of 41 chimpanzees were described corresponding to 425 nights. They were built in 42 tree species of which 10 accounted for more than 80% of the recorded nesting trees, when they represented only 30% of the Sebitoli habitat (Table 4-1). More precisely, *Diospyros abyssinica, Strombosia scheffleri, Vepris nobilis, Lepisanthes senegalensis, Turraeanthus africanus* and *Olea welwitschii* were preferred by chimpanzees according to their relative abundance. However, *Eucalyptus grandis* was disfavoured for nesting whentaking into account their occurrence in the habitat (Figure 4-1), chimpanzees were

considered indifferent to *Croton megalocarpus*, *Celtis gomphophylla* and *Noronhia africana* for nesting when considering their natural occurrence.

Yield of the extraction

Out of the 20 trees (combining the 10 nesting trees and the 10 abundant trees but rarely or not used for nesting), 19 produced essential oils. Yields were low (less than 0.11 W/W%) for all of them at the exception of *Eucalyptus grandis* (2.80 W/W%). Only seven samples (five nesting trees and two abundant trees) had enough quantity for all mosquitoes' assays at both concentrations (more than 0.16 g), 13 had enough quantity for the three mosquitoes' assays at 0.1% solution (more than 0.02 g). *Noronhia africana* had only enough quantity for one of the three tests, i.e. spatial repellent assay at 0.1% (Table 4-1).

Figure 4-1 Nest tree selectivity.



The standardized residuals from Chi-squared test: if they are over the top dashed line, the species are preferred, below the down dashed line, they are disfavoured compared to their occurrence in the habitat. In purple, the nesting species, in orange the abundant species

Table 4-1 Nesting use, natural occurrence and essential oil collected from the 20 species investigated.

	Family	Species	Used for nesting (%)	Presence in habitat [a] (%)	Essential oil collected (g)	Yield (W/W%)
Nesting trees	Ebenaceae	*Diospyros abyssinica*	27.84 (n=255)	7.33 (n=242)	0.1742[b]	0.0348
	Olacaceae	*Strombosia scheffleri*	18.67 (n=171)	3.42 (n=113)	0.1526[c]	0.0305
	Rutaceae	*Vepris nobilis*	8.62 (n=79)	1.09 (n=36)	0.2064[b]	0.0413
	Sapindaceae	*Lepisanthes senegalensis*	6.99 (n=64)	1.27 (n=42)	0.2444[b]	0.0489
	Meliaceae	*Turraeanthus africanus*	5.79 (n=53)	0.27 (n=9)	0.5223[b]	0.1045
	Euphorbiaceae	*Croton megalocarpus*	4.37 (n=40)	3.58 (n=118)	0.3408[b]	0.0682
	Cannabaceae	*Celtis gomphophylla*	3.17 (n=29)	4.27 (n=141)	0.0293[c]	0.0059
	Oleaceae	*Olea welwitschii*	2.29 (n=21)	0.55 (n=18)	< 0.001	NA
	Myrtaceae	*Eucalyptus grandis*	1.97 (n=18)	10.39 (n=343)	2.7961[b]	0.5592
	Oleaceae	*Noronhia africana*	1.75 (n=16)	1.18 (n=39)	0.0193[d]	0.0039
Abundant trees	Moraceae	*Trilepisium madagascariense*	0.55 (n=5)	2.42 (n=80)	0.0052	0.0010
	Sapotaceae	*Chrysophyllum albidum*	0.44 (n=4)	1.39 (n=46)	0.0056	0.0011
	Annonaceae	*Uvariopsis congensis*	0.33 (n=3)	3.42 (n=113)	0.0615[c]	0.0123
	Euphorbiaceae	*Neoboutonia macrocalyx*	0.33 (n=3)	2.06 (n=68)	0	0
	Capparaceae	*Euadenia eminens*	0.33 (n=3)	1.67 (n=55)	0.0311[c]	0.0062
	Apocynaceae	*Tabernaemontana pachysiphon*	0.11 (n=1)	2.03 (n=67)	< 0.001	NA
	Leguminosae	*Newtonia buchananii*	0.11 (n=1)	1.76 (n=58)	0.0139	0.0028
	Cannabaceae	*Celtis africana*	0.11 (n=1)	1.64 (n=54)	0.1375[c]	0.0275
	Meliaceae	*Carapa grandiflora*	0.00	3.85 (n=127)	0.1385[c]	0.0277
	Cornaceae	*Alangium chinense*	0.00	1.36 (n=45)	0.4828[b]	0.0966

[a] based on [34]; [b] sufficient quantity for all assays at 0.1% and 1%; [c] sufficient quantity for all assays at 0.1%; [d] sufficient quantity only for repellent assay at 0.1%

Results of the bioassays

The detailed number of mosquitoes per test and per species are available in the Additional file 1. None of the hydrolats were active in all the bioassays performed, with the exception of the trees *Vepris nobilis* and *Celtis africana* showing a lightly toxic effect on *An. gambiae* (Table 4-2).

Table 4-2 Bioassays results with Abbot's correction of the 20 tree species.

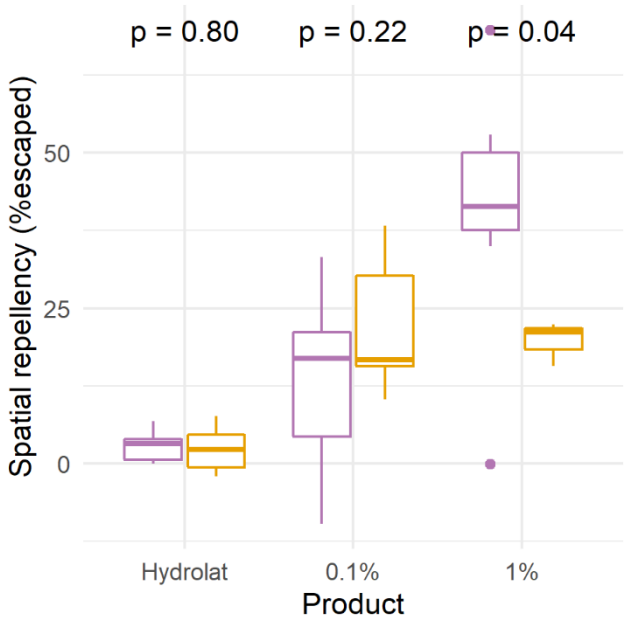
	Species	Product	Repellent test (>20%)	Irritancy test (>50%)	Toxicity test (>10%)
Nesting trees	*Diospyros abyssinica*	1%	**69.77**	**55.16**	-2.27
		0.1%	**33.20**	**71.39**	-2.04
		Hydrolat	3.39	5.01	-4.29
	Strombosia scheffleri	1%	-0.15	.	.
		0.1%	4.36	40.30	5.99
		Hydrolat	0.00	0.81	-0.04
	Vepris nobilis	1%	**47.23**	**74.59**	8.10
		0.1%	16.95	**86.86**	-10.54
		Hydrolat	4.76	1.54	**10.21**
	Lepisanthes senegalensis	1%	**40.05**	**70.00**	3.90
		0.1%	**21.15**	**61.46**	1.87
		Hydrolat	1.88	20.53	-2.44
	Turraeanthus africanus	1%	**52.90**	**84.39**	2.01
		0.1%	1.66	44.43	-1.41
		Hydrolat	6.78	36.08	3.53
	Croton megalocarpus	1%	**41.38**	**63.95**	0.00
		0.1%	-9.74	8.33	-8.20
		Hydrolat	0.00	16.19	3.65
	Celtis gomphophylla	1%	.	.	.
		0.1%	10.64	-3.75	-5.27
		Hydrolat	4.03	-4.63	0.00
	Olea welwitschii	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	0.17	15.02	-4.72
	Eucalyptus grandis	1%	**35.00**	**100.00**	-3.63
		0.1%	**19.99**	45.14	0.00
		Hydrolat	3.30	11.48	0.37
	Noronhia africana	1%	.	.	.
		0.1%	**22.15**	.	.
		Hydrolat	3.02	-9.83	2.90
Abundant trees	*Trilepisium madagascariense*	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	1.81	15.12	-0.52
	Chrysophyllum albidum	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	5.12	20.68	-5.48
	Uvariopsis congensis	1%	.	.	.
		0.1%	**30.20**	**69.71**	-0.49
		Hydrolat	-2.13	8.16	-3.39

	Neoboutonia macrocalyx	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	2.78	-2.08	5.59
	Eudenia eminens	1%	.	.	.
		0.1%	15.63	**56.97**	1.91
		Hydrolat	1.67	6.18	1.91
	Tabernaemontan pachysiphon	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	3.17	26.76	-0.12
	Newtonia buchananii	1%	.	.	.
		0.1%	.	.	.
		Hydrolat	7.09	22.76	1.45
	Celtis africana	1%	**22.41**	.	.
		0.1%	**38.31**	**79.07**	5.82
		Hydrolat	-1.82	7.08	**11.11**
	Carapa grandiflora	1%	**21.09**	.	.
		0.1%	10.28	**62.68**	5.72
		Hydrolat	-1.44	11.75	1.25
	Alangium chinense	1%	15.63	**52.09**	0.12
		0.1%	16.67	**93.84**	-1.59
		Hydrolat	7.60	3.74	2.78

Negative values indicate a lower activity compared to the control. In bold, result significantly different from the control and superior at the threshold.

Out of the nine nesting species tested, seven showed spatial repellent properties for at least one essential oil concentration: *Diospyros abyssinica, Lepisanthes senegalensis, Eucalyptus grandis* at both concentrations; *Vepris nobilis, Turraeanthus africanus, Croton megalocarpus* at 1%, and *Noronhia africana* at 0.1%. On the other hand, only three out of five abundant species tested showed spatial repellent property for at least one concentration: *Celtis africana* at both concentrations, *Carapa grandiflora* at 1% and *Uvariopsis congensis* at 0.1% (Table 4-1). At 1% concentration of the essential oils, nesting tree species are significantly more repellent than abundant trees but at 0.1% there is no significant difference of activities (Figure 4-2).

Figure 4-2 Boxplot of mosquitoes escaped percentage in spatial repellency assay per concentration according to tree category.



In purple, the nesting trees, in orange the abundant species.

So, 70% of spatial repellent essential oils detected in this study are from nesting species. The proportion of essential oil having spatial repellent properties for at least one essential oil concentration is greater for species used by chimpanzees compared to the abundant and not preferred tree species (66% vs 30%, Fisher's test, X-squared = 3.200, df = 1, p-value = 0.0368). On the other hand, out of the six species preferred by chimpanzees (when taking into account their natural occurrence in the habitat), four showed repellent properties compared to four out of eleven species disvafoured by chimpanzees. The proportion of essential oil having repellent properties is not significantly different between preferred vs disfavoured tree species (0.67% vs 0.37%, Fisher's test, X-squared = 1.431, df = 1, p-value = 0.2316).

All nine essential oils tested that showed spatial repellent activity for at least one essential oil concentration also demonstrated contact irritancy effect. In addition, the two abundant trees *Alangium chinense* and *Euadenia eminens* were also having irritant properties but they did not show spatial repellent activity. There is no difference of mosquitoes escaping in contact irritancy assays according to the category of tree per concentration. The proportion of essential oil tested having irritant properties for mosquitoes for at least one essential oil concentration is not significantly different between the nesting vs abundant trees (0.60% vs 0.50%, Fisher's test, X-squared = 0.202, df = 1, p-value = 0.3265) and preferred vs not preferred trees (0.67% vs 0.55%,

Fisher's test, X-squared = 0.236, df = 1, p-value = 0.3137). No essential oils at any concentration showed toxic activity against *An. gambiae* in this study.

Discussion

During the 425 nights of records, more than 80% of the 1081 nests were built in only ten tree species in the Sebitoli community. Six of them (i.e., *Diospyros abyssinica, Strombosia scheffleri, Vepris nobilis, Lepisanthes senegalensis, Turraeanthus africanus, Olea welwitschii*) were considered specifically selected by chimpanzees when taking into account their natural abundance in the habitat. Out of 20 species combining nesting and abundant trees species, 19 produced essential oils and 13 had enough volume to be tested in three mosquito behavioural assays. Tree species that have produced no or too little essential oil are considered to have little or no aromatic ability to repel mosquitoes. Interestingly, 70% of spatial repellent essential oils recorded in this study are from nesting species. At 1% concentration of essential oil, nesting tree species are significantly more repellent than abundant tree species. All essential oils showing some spatial repellent activity also showed contact irritancy effect against *An. gambiae*. However, no significant difference was observed when looking at contact irritancy property of essential oils issued of nesting species compared to abundant species, or preferred compared to disfavoured tree species. In addition, none of the essential oil appeared to be have insecticidal (toxicity) property. All the hydrolats showed no significant activities.

This study aimed to test one of the hypotheses behind nest tree selectivity, that chimpanzees might choose repellent tree species to avoid flying arthropods [10]. Although insectifuge volatile compounds are present in leaves of selected species and may partly explain chimpanzee selectivity on nesting trees, this does not fully explain all species selected. Indeed, the second most used tree for nesting, *Strombosia scheffleri* demonstrated no significant bio-activity. Among the preferred species, *Olea welwitschii* produced so little essential oil that it was not collected. Actually, some of the plant may have not enough volatile compounds in its leaves to act as repellent for chimpanzee. On the other hand, the abundant species *Uvariopsis congensis*, *Celtis africana* and *Carapa grandiflora* disfavoured by chimpanzees showed spatial repellency and contact irritancy effects. This study tested only the activity of plants against one species of mosquito but product can be repellent to some species but less or not effective against other species [25]. Another limitation of this study is that only the repellency of the essential oil and hydrolat were tested, but it is possible that a plant has no repellent essential oil and is repellent

though another channel. Moreover, this experiment was conducted on lab reared mosquitoes that may exhibit different behaviours compared to natural field populations.

A repellent tree species could create a "chemically" comfortable sleep by having fewer flying arthropods that can be considered a nuisance thought the frequency of the sound emitted [10]. That choice can also benefit chimpanzees indirectly: by avoiding mosquitoes bites, they can reduce the risk of encountering *Anopheles* potentially carrier of malaria parasites (ie *Plasmodium spp.*) and other parasites. In Kibale National Park, four different strains of *Plasmodium* (*Plasmodium reichenowi*, *Plasmodium vivax-like*, *Plasmodium billbrayi*, *Plasmodium billcollinsi*) were found in three wild chimpanzees sampled, confirming that chimpanzees carry mixed infections [40]. However, chimpanzees rarely display symptoms and the parasite load appears to be low. One possibility could be that individuals have been witnessed ingesting parts of medicinal plant with anti-malarial bioactivities [35, 47]. Malaria is not the only diseases that can be transmitted by mosquitoes, chimpanzees can also get infected by Chikungunya, Zika and West Nile virus [48]. Moreover, mosquitoes are not the only vectors, for example ticks can also carry and transmit arbovirus diseases (suspected Lyme Borreliosis in a captive chimpanzee [49] or the Kyasanur Forest Disease affecting monkeys in India [50]).

Both the repellent activities and the mechanical comfort could influence chimpanzees' choice of the tree species [9] and it may also, probably be a trade-off between the two. Further studies investigating both aspects simultaneously should be considered to understand whether the choice is at the species level or in the repertoire is composed of some comfortable tree species and some repellent tree species and in which conditions they are selected. For example, a tree that is very comfortable but has no repellent activity could be chosen when the abundance of mosquito is low. This aspect was not studied here, but mosquitoes' abundance and infection can vary across the year [41–46] and could be related to a differential use of repellent trees.

When investigating the existing literature on the 20 tree species studied [51], few studies have tested their repellent or pesticide properties. Interestingly, three nesting tree species and one abundant tree species have demonstrated repellent or insecticidal effect. *Diospyros abyssinica* leaf extracts show larvicidal activity against *Culex quinquefasciatus* and *An. gambiae* mosquitoes but not against *Aedes aegypti* [52]. The essential oil of *Eucalyptus grandis* leaves have shown repellent and toxic effect against another mosquito species, *Culex pipiens quinquefasciatus* [53]. *Turraeanthus africanus* expressed pesticidal capacity against the beetles *Sitophilus zeamais* and *Calusobruchus maculatus* [54]. Then, the hexane leaf extract of the abundant tree *Alangium chinense,* showed repellent or insecticidal property against the beetle

Tribolium castaneum [55]. On the case of *Eucalyptus grandis*, it is also the only tree of the dataset not naturally occurring in Uganda. It was planted around the park for economical reason [56] and as a response to experiences of crop destruction by wildlife after serious degradation of the forest due to anthropogenic activities in the late 1960s and early 1970s [57] making it the most abundant tree in Sebitoli. This could explain why *Eucalyptus grandis* appeared in the 10 most used trees hosting nests while not being preferred by chimpanzees. This example highlights that the tree occurrence in the habitat should not be neglected when estimating tree selectivity in nesting behaviour. Interestingly, these findings partially corroborate the folk knowledge in Uganda where water or oil extract of *Eucalyptus grandis* leaves are used as pesticide and repellent [58]. Ethnoveterinary medicine records in Kenya reported that the decoction of *Vepris nobilis* and *Croton megalocarpus* are used to control and repel ticks in farm animals [59].

Conclusion

This study highlighted promising new plants that, thanks to the knowledge of chimpanzees, pave the way for new bio-inspired solutions. Indeed, investigation on the composition of the different essential oils could provide valuable information on the molecules that may be responsible for the observed effects. Further trials are needed to test the essential oils at other concentration and against others vector species to validate and expand the project's prospects.

Acknowledgements

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority, Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research at Sebitoli in Kibale NP, Uganda. We offer profound thanks to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project, the field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project: Deogratius Kiomuhangi, Emmanuel Balinda, John Koojo, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Nelson Tugume, especially John Kakonge and Charles Twesige for their valuable and cheerful fieldwork. We are really thankful to Farid Chemat and the PhD, Harish Karthikeyan Ravi of the GREEN team (INRA-UAPV, Avignon) for their technical support in the hydro-distillation. We thank Bethsabée Scheid and the Vectopole platform (IRD, Montpellier) for providing technical support, as well as Carole Ginibre for the rearing and maintenance of the mosquito colonies.

Author contributions

SK, EP and SD conceived the research. CL, SK and EP conceived the paper.
CL drafted the manuscript. SK organized the long-term data collection and AA coordinated the field teams. EA, SD, FC and AA offered administrative and technical support. FC and MR conceived and hosted the bioassays. CL collected the leaves. CL hydro-distillated the leaves. CL and MR conducted the bioassays. All authors read and revised the manuscript and approved the submitted version of the paper. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding

The Great Ape Conservation Project, the Fondation Ensemble, the Fondation pour la Nature et l'Homme, the Fondation Prince Albert II and the Fonds Français pour l'Environnement Mondial provided financial support for the research conducted at Sebitoli. We deeply thank La Phocéenne de Cosmétique which provide funds for the PhD scholarship of Camille Lacroux during the writing of the paper. The Vectopole is a platform of the 'Vectopole Sud' Network and is part of the LabEx CeMEB (ANR-10-LABX-04–01).

Author details

[1] UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-Anthropologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Musée de L'Homme, 17 place du Trocadéro, 75116 Paris, France. [2] UMR 7179 CNRS/MNHN, Mécanismes Adaptatifs Et Evolution, Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris, France. [3] Sebitoli Chimpanzee Project, Great Apes Conservation Project, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda. [4] La Phocéenne de Cosmétique, ZA Les Roquassiers, 174 Rue de la Forge, 13300 Salon-de-Provence, France. [5] Maladies Infectieuses et Vecteurs: Ecologie, Génétique, Evolution Et Contrôle, Institut de Recherche Et Développement, UMR MIVEGEC IRD/CNRS/Montpellier University, 911 avenue Agropolis, 34394 Montpellier Cedex 5, France. [6] Uganda Wildlife Authority, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda.

Received: 30 March 2022 Accepted: 9 September 2022
Published online: 27 September 2022

References

1. Shumaker RW, Walkup KR, Beck BB. Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals. JHU Press; 2011.

2. Goodall J. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Anim Behav Monogr. 1968. https:// doi. org/ 10. 1016/ S0066- 1856(68) 80003-2.
3. Goodall J. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Ann N Y Acad Sci. 1962;102:455–67.
4. Pruetz JD, Fulton SJ, Marchant LF, McGrew WC, Schiel M, Waller M. Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (Pan troglodytes verus) in Southeastern Senegal. Am J Primatol. 2008;70:393–401.
5. McGrew WC. The cultured chimpanzee: reflections on cultural primatology. New York: Cambridge University Press; 2004.
6. Stewart FA. Brief communication: why sleep in a nest? Empirical testing of the function of simple shelters made by wild chimpanzees. Am J Phys Anthropol. 2011;146:313–8.
7. Nunn CL, Heymann EW. Malaria infection and host behavior : a comparative study of neotropical primates. Behav Ecol Sociobiol. 2005;59:30–7.
8. Krief S, Levrero F, Krief JM, Thanapongpichat S, Imwong M, Snounou G, et al. Investigations on anopheline mosquitoes close to the nest sites of chimpanzees subject to malaria infection in Ugandan Highlands. Malar J. 2012;11:116.
9. Samson DR, Hunt KD. Chimpanzees preferentially select sleeping platform construction tree species with biomechanical properties that yield stable, firm, but compliant nests. PLoS ONE. 2014;9: e95361.
10. Samson DR, Muehlenbein MP, Hunt KD. Do chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) exhibit sleep related behaviors that minimize exposure to parasitic arthropods? A preliminary report on the possible anti-vector function of chimpanzee sleeping platforms. Primates. 2013;54:73–80.
11. Clark L (1991) The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings. Bird–parasite interactions: ecology, evolution and behaviour. Oxford University Press, Oxford, pp 205–21.
12. Clark L, Mason JR. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European Starling. Oecologia. 1985;67:169–76.
13. Mansouri I, Ousaaid D, Squalli W, Douini I, Mounir M, El Agy A, et al. Nest building, dimension, and selection of aromatic and medicinal twigs to repel ectoparasites in the European turtle dove. J Anim Behav Biometeorol. 2021;9:2133.
14. Petit C, Hossaert-McKey M, Perret P, Blondel J, Lambrechts MM. Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. Ecol Lett. 2002;5:585–9.
15. Wimberger PH. The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. Auk. 1984;101:615–8.
16. Duke JA. The green pharmacy herbal handbook: your everyday reference to the best herbs for healing. Macmillan. 2002.
17. Alfaro JWL, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan SJ, Phillips KA, Falotico T, et al. Anointing variation across wild capuchin popultions: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in Cebus and Sapajus. Almer J Primatol. 2012;74:299–314.

18. Baker M. Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (Cebus capucinus). Am J Primatol. 1996;38:263–70.
19. DeJoseph M, Taylor RSL, Baker M, Aregullin M. Fur-rubbing behavior of capuchin monkeys. J Am Acad Dermatol. 2002;46:924–5.
20. Guidorizzi CE, Raboy BE. Fur-rubbing with plant exudates in wild goldenheaded lion tamarins (Leontopithecus chrysomelas). Am J Primatol. 2009;71:75.
21. Morrogh-Bernard HC. Fur-rubbing as a form of self-medication in Pongo pygmaeus. Int J Primatol. 2008;29:1059–64.
22. Matthews RW, Matthews JR. Insect behavior. 2nd ed. New York: Springer; 2009.
23. White GB, Moore SJ. Terminology of insect repellents. In: Debboun M, Frances SP, Strickman D, editors. Insect repellents Handbook. 2nd ed. CRC Press; 2015. p. 3–30.
24. Maia MF, Moore SJ. Plant-based insect repellents: a review of their efficacy, development and testing. Malar J. 2011;10(1):S11.
25. Amer A, Mehlhorn H. Repellency effect of forty-one essential oils against Aedes, Anopheles, and Culex mosquitoes. Parasitol Res. 2006;99:478–90.
26. Deletre E, Martin T, Campagne P, Bourguet D, Cadin A, Menut C, et al. Repellent, irritant and toxic effects of 20 plant extracts on adults of the malaria vector Anopheles gambiae mosquito. PLoS ONE. 2013;8: e82103.
27. Granados-Echegoyen C, Pérez-Pacheco R, Soto-Hernández M, Ruiz-Vega J, Lagunez-Rivera L, Alonso-Hernandez N, et al. Inhibition of the growth and development of mosquito larvae of Culex quinquefasciatus (Diptera: Culicidae) treated with extract from leaves of Pseudocalymma alliaceum (Bignonaceae). Asian Pac J Trop Med. 2014;7:594–601.
28. Popa CL, Lupitu A, Mot MD, Copolovici L, Moisa C, Copolovici DM. Chemical and biochemical characterization of essential oils and their corresponding hydrolats from six species of the Lamiaceae family. Plants (Basel). 2021;10:2489.
29. Chapman CA, Lambert JE. Habitat alteration and the conservation of African primates : case study of Kibale National Park, Uganda. Am J Primatol. 2000;185:169–85.
30. Treves A, Mwima P, Plumptre AJ, Isoke S. Camera-trapping forestwoodland wildlife of western Uganda reveals how gregariousness biases estimates of relative abundance and distribution. Biol Conserv. 2010;143:521–8.
31. Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ, Kennard DK, Zanne AE.
32. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. Museum National d'Histoire Naturelle. 2022. https:// doi. org/ 10. 1017/ S0266 46749 90007 59.
33. Struhsaker TT. Ecology of an African rain forest: logging in Kibale and the conflict between conservation and exploitation. University Press of Florida; 1997.
34. Bortolamiol S, Cohen M, Potts K, Pennec F, Rwaburindore P, Kasenene JM, et al. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: smallscale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park. Uganda PLoS One. 2014;9: e102177.
35. Bortolamiol S, Krief S, Jiguet F, Pali-brk M, Rwaburindore P, Kasenene JM, et al. Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing Chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda). Int Cartogr Conf. 2013.

36. Krief S, Huffman MA, Sévenet T, Hladik CM, Grellier P, Loiseau PM, et al. Bioactive properties of plant species ingested by Chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) in the Kibale National Park. Uganda Am J Primatol. 2006;68:51–71.
37. Grieco JP, Achee NL, Sardelis MR, Chauhan KR, Roberts DR. A novel high-throughput screening system to evaluate the behavioral response of adult mosquitoes to chemicals. J Am Mosq Control Assoc. 2005;21:404–11.
38. World Health Organization (2009) Guidelines for efficacy testing of mosquito repellents for human skin (No. WHO/HTM/NTD/WHOPES/2009.4). World Health Organization.
39. Sheskin DJ. Handbook of parametric and non-parametric statistical procedures. Fifth Edn. Chapman and Hall/CRC; 2011.
40. Abbott WS. A method of computing the effectiveness of an insecticide. J Econ Entomol. 1925;18:265–7.
41. Krief S, Escalante AA, Pacheco MA, Mugisha L, André C, Halbwax M, et al. On the diversity of malaria parasites in African apes and the origin of Plasmodium falciparum from bonobos. PLoS Pathog. 2010;6: e1000765.
42. Alemu A, Abebe G, Tsegaye W, Golassa L. Climatic variables and malaria transmission dynamics in Jimma town. South West Ethiopia Parasit Vectors. 2011;4:30.
43. Corbet PS. Seasonal patterns of age-composition of sylvan mosquito populations in Uganda (Diptera, Culicidae). Bull Entomol Res. 1963;52:213–27.
44. Kabbale FG, Akol AM, Kaddu JB, Onapa AW. Biting patterns and seasonality of Anopheles gambiae sensu lato and Anopheles funestus mosquitoes in Kamuli District Uganda. Parasit Vectors. 2013;6:340.
45. Lunde TM, Balkew M, Korecha D, Gebre-michael T, Massebo F, Sorteberg A, et al. A dynamic model of some malaria-transmitting anopheline mosquitoes of the Afrotropical region. II. Validation of species distribution and seasonal variations. Malar J. 2013. https:// doi. org/ 10. 1186/ 1475- 2875- 12- 28.
46. Munhenga G, Brooke BD, Spillings B, Essop L, Hunt RH, Midzi S, et al. Field study site selection, species abundance and monthly distribution of anopheline mosquitoes in the northern Kruger National Park. South Africa Malar J. 2014;13:27.
47. Mutebi J-P, Crabtree MB, Kading RC, Powers AM, Lutwama JJ, Miller BR. Mosquitoes of Western Uganda. J Med Entomol. 2014;49:1289–306.
48. Krief S, Martin MT, Grellier P, Kasenene JM, Sévenet T. Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. Antimicrob Agents Chemother. 2004;48:3196–9.
49. Raulino R, Thaurignac G, Butel C, Villabona-Arenas CJ, Foe T, Loul S, et al.
50. Multiplex detection of antibodies to Chikungunya, O'nyong-nyong, Zika, Dengue, West Nile and Usutu viruses in diverse nonhuman primate species from cameroon and the Democratic Republic of Congo. PLoS Negl Trop Dis. 2021;15: e0009028.
51. Wack AN, Holland CJ, Lopez JE, Schwan TG. Suspected Lyme borreliosis in a captive adult chimpanzee (Pan troglodytes). J Zoo Wildl Med. 2015. https:// doi. org/ 10. 1638/ 2014- 0231R.1. https:// www. jstor. org/ stable/ 24551 416.

52. Chakraborty S, Sander WE, Allan BF, Andrade FC. Retrospective study of Kyasanur forest disease and deaths among nonhuman primates, India, 1957–2020. Emerg Infect Dis. 2021;27:1969–73.
53. Lacroux C, Pouydebat E, Asalu E, Aleeje A, Krief S. Ethnomedical uses and bioactivities of wild chimpanzees nesting trees: a review of the Sebitoli chimpanzee case study in Uganda (in prep).
54. Diallo D, Marston A, Terreaux C, Toure Y, Paulsen BS, Hostettmann K. Screening of malian medicinal plants for antifungal, larvicidal, molluscicidal, antioxidant and radical scavenging activities. Phyther Res. 2001;15:401–6.
55. Tian Y, Zhou X, Zhou X, Huang Q. Insecticidal and repellent activities of essential oil from leaves of Eucalyptus grandis against Culex pipiens quinquefasciatus. Adv Mater Res. 2011;233–235:82–6.
56. Oduro WO. A comparative study of the toxicity of some plant extracts and some xenobiotic pesticides towards selected insect species: laboratory bioassays and field validation. 2003.
57. Liu ZL, Goh SH, Ho SH. Screening of Chinese medicinal herbs for bioactivity against Sitophilus zeamais Motschulsky and Tribolium castaneum (Herbst). J Stored Prod Res. 2007;43:290–6.
58. Naughton-Treves L, Alix-Garcia J, Chapman CA. Lessons about parks and poverty from a decade of forest loss and economic growth around Kibale National Park. Uganda Proc Natl Acad Sci USA. 2011;108:13919–24.
59. Kasenene JM. Impact of exotic plantations and harvesting methods on the regeneration of indigenous tree species in Kibale forest. Uganda Afr J Ecol. 2007;45:41–7.
60. Mwine J, Van Damme P, Kamoga G, Nasuuna M, Jumba F, Kudamba, et al. Ethnobotanical survey of pesticidal plants used in South Uganda: case study of Masaka district. J Med Plant Res. 2011;5:1155–63.
61. Wanzala W, Hassanali A, Mukabana WR, Takken W. Repellent activities of essential oils of some plants used traditionally to control the brown ear tick Rhipicephalus appendiculatus. J Parasitol Res. 2014;2014: 434506.

Supplementary information

Table S1. Result of the spatial repellency assays for the 20 trees species.

	Species	Product	Solvent (control < 20%)			Product			Fisher test. p-value
			Treated chamber	Untreated chamber	%Escaped	Treated chamber	Untreated chamber	%Escaped	
Prefered to nest	*D. abyssinica*	0.1%	52	3	5.5	36	21	36.8	< 0.001
		1%	44	0	0.0	13	30	69.8	< 0.001
		Hydrolat	58	0	0.0	57	2	3.4	0.4957
	S. scheffleri	0.1%	53	7	11.7	49	9	15.5	0.5985
		1%	53	7	11.7	46	6	11.5	1
		Hydrolat	56	0	0.0	57	0	0.0	1
	V. nobilis	0.1%	47	8	14.5	44	18	29.0	0.0757
		1%	53	2	3.6	30	29	49.2	< 0.001
		Hydrolat	56	0	0.0	60	3	4.8	0.2463
	L. senegalensis	0.1%	52	5	8.8	41	16	28.1	0.0143
		1%	52	5	8.8	35	29	45.3	< 0.001
		Hydrolat	55	1	1.8	53	2	3.6	0.6182
	T. africana	0.1%	54	2	1.9	55	3	5.2	1
		1%	48	10	17.2	23	36	61.0	< 0.001
		Hydrolat	57	0	0.0	55	4	6.8	0.1187
	C. megalocarpus	0.1%	58	9	13.4	57	3	5.0	0.1342
		1%	54	0	0.0	34	24	41.4	< 0.001
		Hydrolat	64	0	0.0	62	0	0.0	1
	C. gomphophylla	0.1%	48	7	12.7	45	19	29.7	0.3114
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	58	1	1.7	50	3	5.7	0.3430
	O. welwitschii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	60	2	3.2	57	2	3.4	1
	E. grandis	0.1%	58	8	12.1	45	19	29.7	0.0177
		1%	57	7	10.9	33	24	42.1	0.0001
		Hydrolat	56	1	1.8	53	8	13.1	0.6190
	N. africana	0.1%	48	11	18.6	38	22	36.7	0.0400
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	57	4	6.6	58	6	9.4	0.7443
Abundant but not prefered	*T. madagascariense*	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	61	1	1.6	57	2	3.4	0.6126
	C. albidum	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	67	2	2.9	55	5	8.3	0.4390
	U. congensis	0.1%	49	8	14.0	33	22	40.0	0.0026
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	47	1	2.1	46	0	0.0	1
	N. macrocalyx	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	50	1	2.0	61	3	4.7	0.6282
	E. eminens	0.1%	62	6	8.8	50	15	23.1	0.0319
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	58	1	1.7	58	2	3.3	1
	T. pachysiphon	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	59	0	0.0	61	2	3.2	0.4964
	N. buchananii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	57	1	1.7	63	6	8.7	0.1245
	C. africana	0.1%	48	6	11.1	34	28	45.2	< 0.001
		1%	48	6	11.1	40	18	31.0	0.0118
		Hydrolat	55	1	1.8	51	0	0.0	1
	C. grandiflora	0.1%	55	7	11.3	39	10	20.4	0.1980
		1%	55	7	11.3	42	18	30.0	0.0134
		Hydrolat	65	2	3.0	62	1	1.6	1

	A. chinense	0.1%	54	2	3.6	45	13	22.4	0.0155
		1%	54	2	3.6	48	11	18.6	0.0161
		Hydrolat	35	1	2.8	53	6	10.2	0.2472

Table S2. Result of the contact irritancy assays for the 20 trees species.

	Species	Product	Solvent (control < 50%)			Product			Fisher test. p-value
			Treated chamber	Untreated chamber	%Escaped	Treated chamber	Untreated chamber	%Escaped	
Prefered to nest	*D. abyssinica*	0.1%	47	26	35.6	14	62	81.6	<0.001
		1%	54	11	16.9	19	32	62.7	<0.001
		Hydrolat	58	3	4.9	56	6	9.7	0.4912
	S. scheffleri	0.1%	30	29	49.2	13	49	79.0	0.0007
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	57	3	5.0	49	3	5.8	1
	V. nobilis	0.1%	49	27	35.5	5	54	91.5	<0.001
		1%	33	8	19.5	9	35	79.5	<0.001
		Hydrolat	60	4	6.3	60	6	9.1	1
	L. senegalensis	0.1%	43	15	25.9	18	45	71.4	<0.001
		1%	30	29	49.2	9	50	84.7	<0.001
		Hydrolat	57	10	14.9	48	23	32.4	0.0177
	T. africana	0.1%	41	17	29.3	22	34	60.7	0.0013
		1%	31	29	48.3	5	57	91.9	<0.001
		Hydrolat	56	9	13.8	39	32	45.1	0.0001
	C. megalocarpus	0.1%	36	26	41.9	33	29	46.8	0.7119
		1%	55	2	3.5	16	30	65.2	<0.001
		Hydrolat	63	3	4.5	48	12	20.0	0.0114
	C. gomphophylla	0.1%	10	10	50.0	10	12	54.5	0.8747
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	53	7	11.7	61	5	7.6	0.5479
	O. welwitschii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	46	14	23.3	43	23	34.8	0.1749
	E. grandis	0.1%	47	66	58.4	31	90	74.4	
		1%	36	24	40.0	0	55	100.0	<0.001
		Hydrolat	53	1	1.9	57	3	5.0	0.0349
	N. africana	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	53	7	11.7	65	2	3.0	0.0832
Abundant but not prefered	*T. madagascariense*	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	50	9	15.3	41	16	28.1	0.1158
	C. albidum	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	60	5	7.7	51	15	22.7	0.0064
	U. congensis	0.1%	29	27	48.2	8	43	84.3	<0.0001
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	42	0	0.0	45	4	8.2	0.0383
	N. macrocalyx	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	36	13	26.5	33	11	25.0	1
	E. eminens	0.1%	35	29	45.3	12	39	76.5	0.0011
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	62	4	6.1	52	7	11.9	0.3464
	T. pachysiphon	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	50	3	5.7	38	17	30.9	0.0009
	N. buchananii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	57	1	1.7	44	14	24.1	0.0005
	C. africana	0.1%	34	28	45.2	7	54	88.5	<0.0001
		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	55	2	3.5	52	6	10.3	0.2716
	C. grandiflora	0.1%	30	27	47.4	14	95	87.2	0.0004

		1%	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	71	4	5.3	66	13	16.5	0.0497
	A. chinense	0.1%	33	31	48.4	2	61	96.8	<0.0001
		1%	46	8	14.8	20	29	59.2	<0.0001
		Hydrolat	58	3	4.9	54	5	8.5	0.4872

Table S3. Result of the toxicity assays for the 20 trees species.

	Species	Product	Solvent (control < 10%)				Product				Fisher test. p-value
			Nb KD	Nb dead	Nb total	% Dead	Nb KD	Nb dead	Nb total	% Dead	
Prefered to nest	*D. abyssinica*	0.1%	0	2	100	2.0	1	0	84	0.0	0.5011
		1%	0	2	44	4.5	0	1	42	2.4	1
		Hydrolat	0	4	71	5.6	0	1	63	1.6	0.3701
	S. scheffleri	0.1%	3	6	75	8.0	5	10	74	13.5	0.3029
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	1	68	1.5	0	1	70	1.4	1
	V. nobilis	0.1%	0	12	91	13.2	5	5	80	6.3	0.0776
		1%	0	3	58	5.2	13	9	70	12.9	0.2226
		Hydrolat	0	1	86	1.2	0	9	80	11.3	0.0076
	L. senegalensis	0.1%	0	3	85	3.5	1	5	76	6.6	0.7068
		1%	0	0	74	0.0	4	3	77	3.9	0.2453
		Hydrolat	0	2	84	2.4	0	0	96	0.0	0.2164
	T. africana	0.1%	0	1	72	1.4	0	0	75	0.0	0.4898
		1%	0	2	23	8.7	0	4	38	10.5	1
		Hydrolat	0	1	78	1.3	1	4	84	4.8	0.3689
	C. megalocarpus	0.1%	0	8	78	10.3	0	2	69	2.9	0.1040
		1%	0	0	63	0.0	0	0	67	0.0	1
		Hydrolat	0	6	85	7.1	0	7	67	10.4	0.5629
	C. gomphophylla	0.1%	4	7	79	8.9	1	3	74	4.1	0.3299
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	0	74	0.0	0	0	73	0.0	1
	O. welwitschii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	4	69	5.8	0	1	74	1.4	0.1967
	E. grandis	0.1%	1	6	78	7.7	2	7	91	7.7	1
		1%	0	6	71	8.5	44	4	78	5.1	0.5196
		Hydrolat	0	5	78	6.4	0	5	64	7.8	1
	N. africana	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	0	74	0.0	0	2	69	2.9	0.2311
Abundant but not prefered	*T. madagascariense*	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	1	23	4.3	0	2	52	3.8	1
	C. albidum	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	4	77	5.2	0	0	90	0.0	0.0433
	U. congensis	0.1%	0	9	79	11.4	4	8	73	11.0	1
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	2	61	3.3	0	0	64	0.0	0.2361
	N. macrocalyx	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	1	1	95	1.1	0	5	76	6.6	0.0895
	E. eminens	0.1%	3	4	70	5.7	5	6	78	7.7	0.7493
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	1	83	1.2	0	1	81	1.2	1
	T. pachysiphon	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-

		Hydrolat	0	3	69	4.3	0	3	73	4.1	1
	N. buchananii	0.1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	6	75	8.0	0	7	75	9.3	1
	C. africana	0.1%	0	1	71	1.4	4	5	70	7.1	0.1157
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	4	71	5.6	7	7	63	11.1	0.0042
	C. grandiflora	0.1%	1	4	70	5.7	4	9	81	11.1	0.2629
		1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Hydrolat	0	0	74	0.0	0	1	80	1.3	1
	A. chinense	0.1%	0	5	104	4.8	1	3	91	3.3	0.7259
		1%	0	2	73	2.7	0	2	70	2.9	1
		Hydrolat	0	0	67	0.0	0	2	72	2.8	0.4970

II) Article: Do chimpanzees select nesting trees for mechanical and/or chemical comfort?

Camille Lacroux [a,b,c,d], Sabrina Krief [a,c], Stéphane Douady [e], Raphaël Cornette [f], Sophie Durand [d], Alfred Aleeje [c], Edward Asalu [g], Emmanuelle Pouydebat [b]

[a] UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75116 Paris, France

[b] UMR 7179 CNRS/MNHN, Mécanismes Adaptatifs et Evolution, Museum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231, Paris, France

[c] Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project, Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

[d] La Phocéenne de Cosmétique, ZA Les Roquassiers, 174 Rue de la Forge, 13300 Salon-de-Provence, France

[e] Matière et Systèmes Complexes, Université Paris-Diderot, 75025 Paris Cedex 13, France

[f] UMR 7205 CNRS/MNHN/SU/EPHE/UA, Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, Museum National d'Histoire Naturelle, CP50, Paris, France

[g] Uganda Wildlife Authority, Kibale National Park, Uganda

Article soumis le 07 Octobre 2022 à Scientific Reports (références suivant le format du journal).

Résumé

Chaque soir, les chimpanzés construisent des "nids" de sommeil dans les arbres. Dans certaines communautés étudiées, les individus semblent être sélectifs quant aux espèces d'arbres utilisées. Nous nous demandons si les chimpanzés préfèrent les arbres qui repoussent les insectes gênants ou parce qu'ils offrent des structures confortables et stables ou encore un compromis entre les deux. Pour répondre à cette question, nous avons étudié la préférence des espèces d'arbres en fonction de leurs propriétés biomécaniques et/ou biochimiques dans la communauté de chimpanzés de Sebitoli, dans le parc national de Kibale, en Ouganda. Nous avons sélectionné dix espèces d'arbres les plus fréquemment utilisées pour les nids afin de les comparer à dix espèces abondantes dans leur environnement mais non préférées pour les nids. Pour ces 20 espèces d'arbres, nous avons déterminé leurs caractéristiques biomécaniques telles que la densité foliaire, la forme des unités foliaires et la rigidité des branches. Leur activité répulsive spatiale, précédemment testée contre *Anopheles gambiae* a été utilisé parmi les critères étudiés. Les chimpanzés ont choisi des espèces d'arbres avec des unités foliaires de taille moyenne et allongées et une densité foliaire élévée. De plus, la plupart des espèces d'arbres présentant de telles propriétés mécaniques ont également une activité anti-moustiques. Ces propriétés des arbres offrent un environnement de sommeil confortable et peuvent représenter des solutions vio-inspirées. Enfin, une étude comparative des communautés de chimpanzés serait pertinente pour comprendre si ces choix sont non seulement écologiques mais aussi culturels.

Abstract

Every evening, chimpanzees build sleeping “nests” in trees. In some studied communities, individuals appear to be selective about the tree species used. We wonder whether chimpanzees prefer trees that repel troublesome insects or that provide comfortable and stable structures, or a trade-off between both. To answer this question, we studied the tree species preference based on their biomechanical and/or biochemical properties in the Sebitoli chimpanzee community in Kibale National Park, Uganda. We selected ten tree species most frequently used for nesting and compared them with ten abundant in their environment but not preferred for nesting. For these 20 tree species, we determined their biomechanical characteristics such as foliar density, foliar units form (shape and size) and branch rigidity. Their spatial repellent activity, previously tested against *Anopheles gambiae* was used among the preferred features. Chimpanzees chose tree species with medium-sized and elongated foliar units and high leaf density. In addition, most tree species with such mechanical properties also have mosquito repellent activity These tree properties provide a comfortable sleeping environment and may represent bio-inspired solutions. Finally, a population-based comparing chimpanzee communities would be relevant to understand whether these choices are not only ecological but also cultural.

Key words: *Pan troglodytes schweinfurthii*, sleeping platform, flexibility, leaves, comfort, Kibale, behavior, repellent activity

Introduction

Every evening, great apes build sleeping platform commonly called ‘nests’ usually in trees in which they spend the night [1]. Weaned individuals bend, break and intertwine leafy branches and twigs to form a circular platform or bowl-shaped structure [2]. Interestingly, some chimpanzee and orangutan groups studied appear to choose particular tree species to build their nest [1,3]. This behavior has raised questions about the determinants for the choice of tree species. One explanation, inspired by “the pathogen avoidance hypothesis”, is that individuals may prefer trees that release aromatic substances to mask their odor or repel annoying insects that may be vectors of parasites [4]. Indeed, a preliminary study in Kibale National Park in Uganda has shown that chimpanzees chose sites for nesting in altitude and at a height in trees where mosquitoes are less abundant [5]. In the Toro-Semliki Wildlife Reserve in Uganda, individuals are shown to choose one specific tree species that experimentally deters flying arthropods in the field [6]. A more recent study in the Sebitoli community [7], shows that essential oils from leaves of seven out of ten tree species commonly used by chimpanzees for nesting possess spatial repellent activity against *Anopheles gambiae*, an African mosquito, vector of *Plasmodium falciparum*, a parasite responsible of malaria. In parallel, some orangutans have been observed to occasionally add to their nest, branches from a different species having mosquito-repellent activity [8]. Although the function and duration of nests are different, similar nesting plant selectivity is shown in birds. Indeed, some bird species use specific plant fragments with repellent or antimicrobial activities to build or reinforce their nest structure and help control pest and/or pathogen populations [9,10].

Alternatively, another explanation inspired by “the sleep quality hypothesis”, postulates that individuals choose nesting materials offering the most physically comfortable structure. Indeed, birds and orangutans build a compliant central structure, with thicker, stronger and stiffer outer elements compared to the weaker and more flexible materials used for the inside cup [11,12]. In the chimpanzee case, a study in the Toro-Semliki community has shown that the most selected nesting tree species, which has potential repellent activity, is also considered as more comfortable by providing a firmer and more stable nest with rigid branches and thick foliage [13].

In this study, we have jointly examined the two main frameworks known to explain tree species preference in nesting behavior: mechanical comfort and/or chemical repulsion of insects. We have worked on a large data set obtained in the Sebitoli chimpanzee habituated community. In

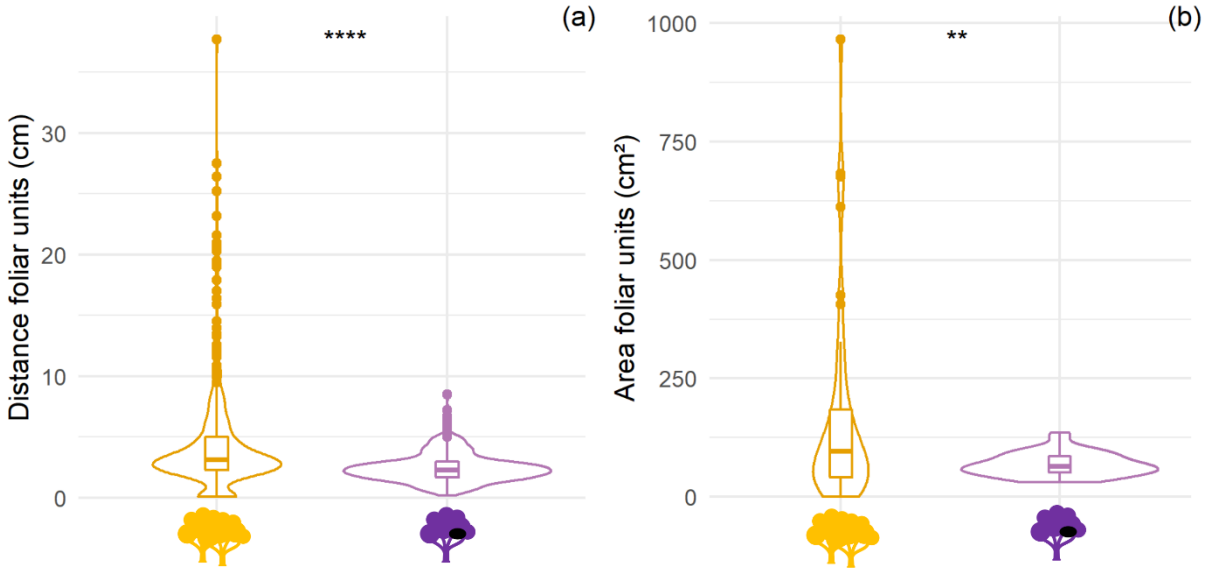
addition, we had already tested the spatial repulsive activity of the ten tree species most used by chimpanzees for nesting. The repellent properties of ten tree species that are abundant in their environment but not among the most chosen species used for nesting have been also tested. We have characterized these 20 tree species based on their biomechanical characteristics (distance between nodes, leaf shape and size, and branch rigidity). We expect chimpanzees to select nesting trees with a potential trade-off between repellent and comfortable species but also taking into account their availability in their habitat.

Results

Foliar density

The ten nesting tree species tested have on average, smaller distances between foliar units (equivalent to internode distance) compared to 10 tree species available in the habitat yet not preferred by chimpanzees (2.48 vs 4.45 cm; t-test, t=9.32, df=556.11, *p*-value<0.001). In addition, chimpanzees appear to select trees which have a smaller range of distances between foliar units (0.20 - 8.50 cm) compared to what is available in the habitat (0.10 - 37.70 cm) (Figure 4-3a). Nesting tree species, on average have smaller foliar units compared to abundant tree species (67.87 vs 158.81 cm²; t-test, t=3.28, df=52.73, *p*-value=0.002). In addition, chimpanzees appear to select a smaller range of foliar unit area (30.10 - 134.90 cm²) compared to what is available in the habitat (0.02 - 965.90 cm²) (Figure 4-3b).

Figure 4-3 Violin boxplot of distance between foliar units (a) and area of foliar units (b).

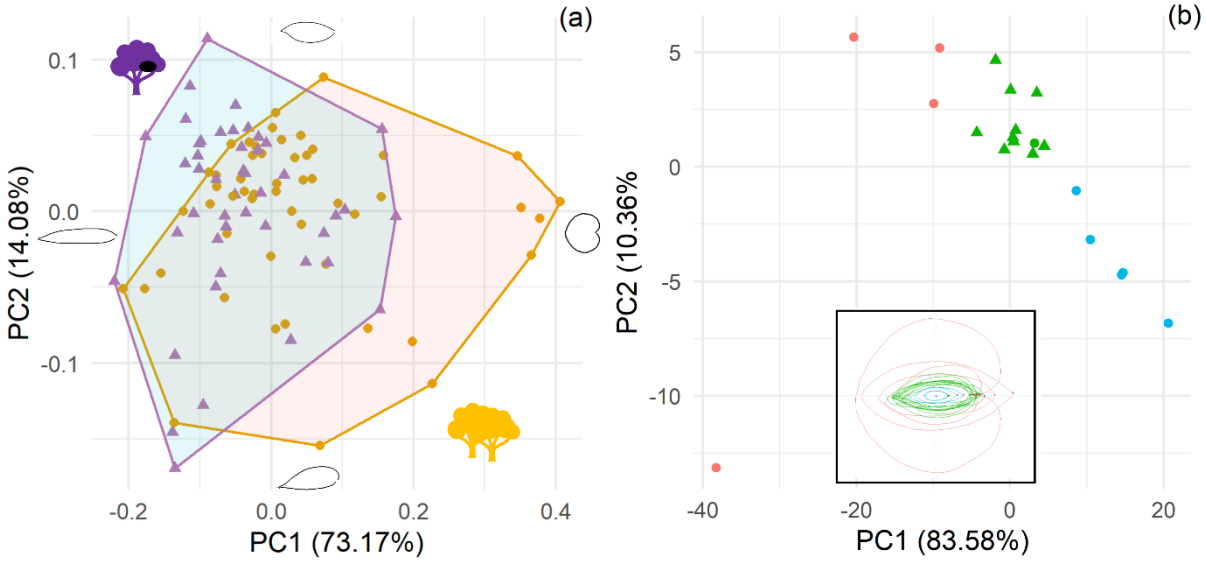


Orange represents abundant tree species not selected by chimpanzees and purple represents nesting tree species.

Foliar unit shape and size

The two first PCA axes explain more than 87% of the total shape variance of 96 aligned foliar unit outlines. The shapes of the extreme values along the first PC axis indicates that much of this variation opposing heart-shaped and elongated foliar units (Figure 4-4a). Chimpanzees tree selection is not significantly related to shape alone. When taking into account the size as well, we observe a moderate shape/size covariation in our data set (cor=0.43, t=4.67, df=96, p-value<0.001). We observed three groups: 'middle' shape and elongated foliar units with 11 species that include all ten nesting tree species, 'small' elongated foliar units with five species, 'large' elongated and hearted foliar units with 4 species (Figure 4-4b).

Figure 4-4 PCA on shape variation with visualization of extreme shape for the two first axis (a) PCA on form variation with foliar form unit per species in the box (b).



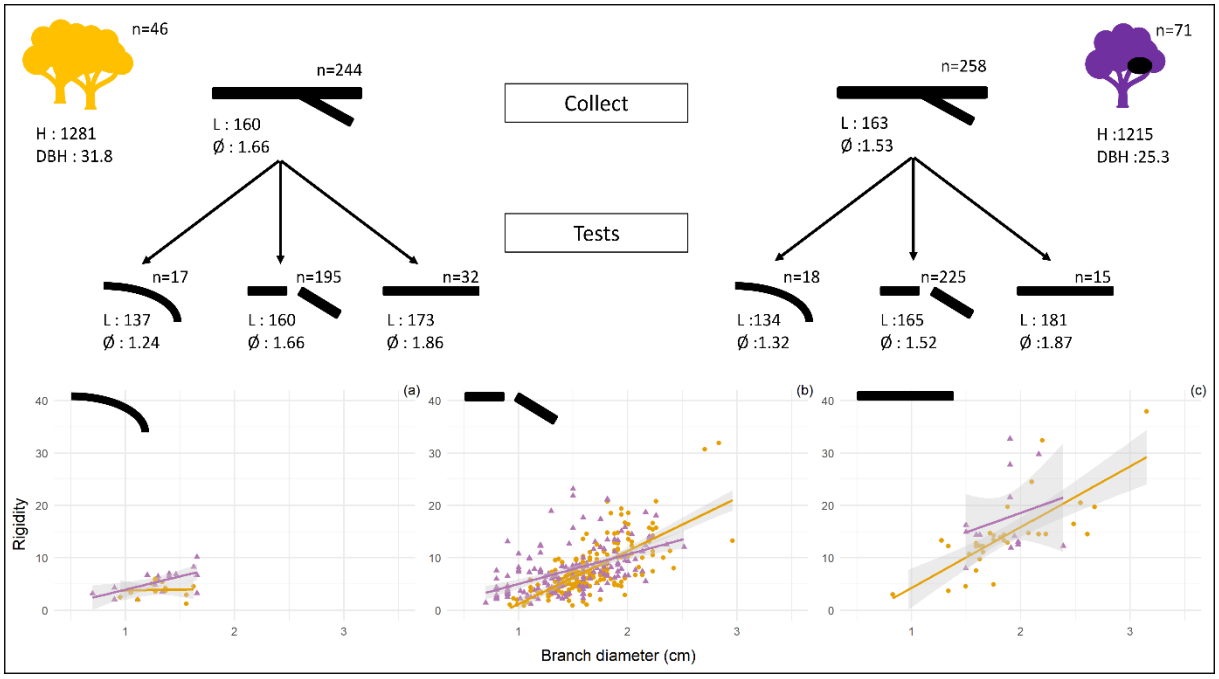
Points: round for abundant tree species not selected by chimpanzees, triangle represent nesting tree species. Colors: orange represents abundant tree species not selected by chimpanzees, purple represents nesting tree species, red represent "big" foliar units, green represent "middle" foliar units and blue represent "small" foliar units.

Branch rigidity

Branch reactions are significantly different between the two studied tree categories (χ^2=7.94, df=2, *p*-value=0.019) with branches 'breaking' more often in nesting tree species (87.21% vs 79.92%) and more 'not breaking' for abundant tree species (13.11 vs 5.81%). However, branch reactions to weight are correlated with branch diameter (anova, p-value<0.001) and branch diameter is significantly smaller for nesting tree species (1.52 vs 1.66 cm; t-test, t=3.91, df=494.93, *p*-value<0.001). Relative rigidity per branch when related to branch diameter

(anova, p-value<0.001) is not significantly different between nesting and abundant tree species (8.22 vs 8.45, t-test, t=0.65, df=423.19, *p*-value=0.518). There is an intra and inter-species variability in relative rigidity within the tree categories but no significant pattern between them (Figure 4-5).

Figure 4-5 Linear regression of rigidity per branches diameter according to each branch response to the test: bending (a), breaking (b) and not breaking (c).

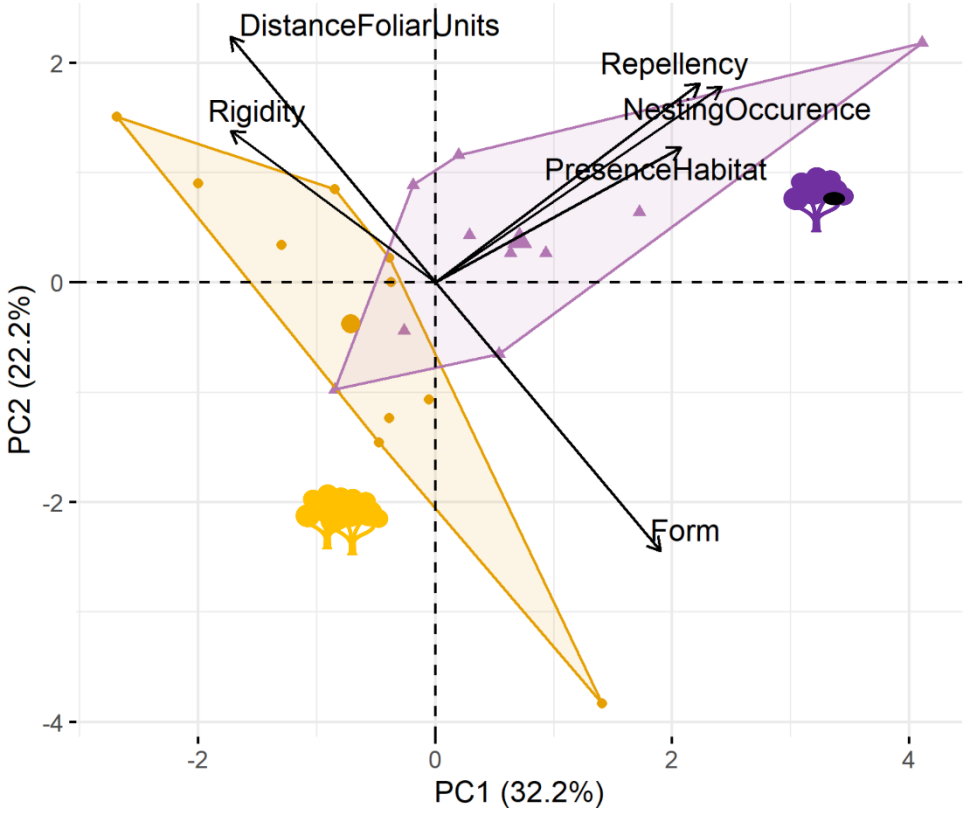


Orange represents abundant tree species not selected by chimpanzees and purple represents nesting tree species. H: height of the tree, DBH: diameter at breast height, L: branch length and Ø: branch diameter. All measurements are in cm.

Chimpanzee nesting tree selectivity

PCA analysis on all of the quantitative variables collected, reveals that the four PC explained 84.1% of the variance and shows the variables that are key in separating the two tree types (manova, p-value=0.099). Most variables have high loadings on the second PC (anova, p-value=0.0357). The repellency, the abundance percentage in the habitat and the number of nesting occurrence per tree species mostly contribute to the PC2 and are strongly correlated to each other (Figure 4-6).

Figure 4-6 PCA of quantitative variables to quantify and visualize chimpanzee tree selectivity.



Orange represents abundant tree species not selected by chimpanzees and purple represents nesting tree species. DistanceFoliarUnits: mean distance between foliar units; NestingOccurence: number of nests recorded; PresenceHabitat: number of trees recorded in the habitat; Repellency: spatial repellent activity recorded in essential oil of the leaves, Rigidity: mean value of rigidity: Form: mean value characterizing the form of foliar unit.

However, the results from the conditional inference tree show that the only significant variable in separating the two tree types is the qualitative variable describing the form foliar units (Asymptotic General Independence Test, p-value=0.002). Overall, all nesting tree species have foliar units with middle size and elongated shape, while only one abundant tree species (*Celtis africana*) has, with dense foliar units (i.e. small distance between foliar units) and most nesting tree species (70%) are spatial repellent activity against mosquitoes (Table 4-3).

Table 4-3 Description of the mechanical and chemical properties of 20 tree species occurring in Sebitoli chimpanzee habitat.

Scientific name	Chemical	Biomechanical			Rank presence in habitat
	Spatial repellent	Foliar form	Foliar density (cm)	Branch rigidity	
NESTING TREE SPECIES (>1% nests)					
Diospyros abyssinica (Hiern) F.White	Yes	Middle	2.17	6.09	2nd
Strombosia schefflerii Engl.	No	Middle	3.79	10.17	8th
Vepris nobilis (Delile) Mziray	Yes	Middle	2.97	6.87	29th
Lepisanthes senegalensis (Poir.) Leenh.	Yes	Middle	3.28	8.58	23rd
Turraeanthus africanus (Welw. Ex C.DC.) Pellegr.	Yes	Middle	2.36	9.43	60th
Croton megalocarpus Hutch.	Yes	Middle	1.09	9.54	7th
Celtis gomphophylla Baker	No	Middle	2.17	4.92	5th
Olea welwitschii (Knobl.) Gilg & G.Schellenb.	No	Middle	2.71	7.86	50th
Eucalyptus grandis W.Hill ex Maiden	Yes	Middle	1.61	8.33	1st
Noronhia africana (Knobl.) Hong-Wa & Besnard	Yes	Middle	3.05	8.41	25th
ABUNDANT TREE SPECIES (<1% nests and >1% of trees in the habitat[22])					
Trilepisium madagascariense DC.	No	Small	2.91	7.06	10th
Chrysophyllum albidum G.Don	No	Small	2.75	9.78	20th
Uvariopsis congensis Robyns & Ghesq.	Yes	Small	2.26	8.02	8th
Neoboutonia macrocalyx Pax	No	Large	3.08	13.45	12th
Euadenia eminens Hook.f.	No	Small	3.22	9.18	15th
Tabernaemontana pachysiphon Stapf	No	Large	13.49	7.55	13th
Newtonia buchananii (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique	No	Small	0.10	4.11	14th
Celtis africana Burm.f.	Yes	Middle	3.29	8.22	16th
Carapa grandiflora Sprague	Yes	Large	6.45	10.93	6th
Alangium chinense (Lour.) Harms	No	Large	4.88	6.53	21st

In grey, variables of potential value for chimpanzees. Spatial repellent: activity recorded in leaf essential oil; Foliar form: qualitative factor from the consensus shape and size of foliar unit; Branch rigidity: mean value of branch rigidity; Foliar density: mean distance in cm between foliar units; Rank presence in habitat: rank of trees recorded in the Sebitoli chimpanzee habitat [22].

Discussion

Our results suggest that chimpanzees could choose tree species in which they nest according to specific biomechanical conformations: relative smaller foliar units with medium-size and elongated shape, relative higher leaf density and smaller branch diameter that break more.

Consistent with a previous study [13], nested tree species have a smaller internodal distance (here distance between foliar units). This may introduce a greater number of physical points, reducing exposure to branches protruding from the nest structure and increasing friction between stem interweaving, thus resulting in a greater comfort by more integrity and resilience in the woven structure [13]. Interestingly, chimpanzees have already proven that they can consider multiple

physical properties when choosing materials in other behaviors [14]. In addition, previous experiments have indicated that chimpanzee choice considers size and quantity simultaneously [15]. It has been suggested that it is short internode distance combined with relatively small leaves that is selected for nesting, creating better insulation and thus provide thermoregulatory benefits [13]. These data also highlight the importance of another mechanical criterion in the selectivity of Sebitoli chimpanzees: the unit size of leaves. According to some studies, chimpanzees and bonobos choose small leaves for their nest ([13] and [16] respectively). Considering the mean value for foliar unit size in our data set, it is also true that Sebitoli chimpanzees choose in general smaller leaves than those available in the habitat but not the smallest ones, i.e small leaflets of *Newtonia buchananii*. Specifically, all nesting tree species have rather a medium foliar unit size compared to what is available in their habitat. Moreover, these selected leaves have also an elongated shape. The combined biomechanical criterion of foliar unit form even emerges as the most discriminating feature to explain nest tree selectivity. This study highlights the capacity of chimpanzees to take size and shape into account in their decision making, an ability already demonstrated in their grasping behavior [17] similar to shape considered by orangutans [18]. Our data set does not offer all conformations, e.g the "medium-sized, heart-shaped foliar unit" is not present. It will be interesting to study different chimpanzee communities with others combinations of foliar unit forms to fully understand nesting selectivity.

We found on average, more broken branches with smaller diameter for the nesting tree species. However, contrary to our expectations, we do not find a clear impact of the rigidity value in the nest tree selection process as reported in the study of Samson and Hunt [13]. This may be related to the specific environment of their chimpanzees, which show a strong preference for one particular rigid tree, *Cynometra alexandri,* which accounts for over 70% of nesting events. In comparison, in the Sebitoli community, 10 species account for 80% of nesting events. The branches studied show too much variability in their rigidity values, which produces non-significant results by species and tree type. Chimpanzees could choose a tree species based on other criteria and, when in a tree, they may then choose branches more specifically based on diameter and associated stiffness. In addition, chimpanzees may need both compliant and stiff branches for their nests. Indeed, orangutans [12] and birds [11] choose more compliant branches for the nest center and stiffer branches for the nest edges.

On the other hand, taking into account the two major frameworks explaining tree species selectivity, we also considerate the spatial repellency properties of leaves. Even if most nesting trees are indeed repellent, it does not fully explain chimpanzees' choice as well as the shape/size

foliar unit. Chimpanzees would primarily choose their tree according to comfort, and fortunately enough most tree species are also chemically comfortable in Sebitoli.

Finally, in our study design, we have not considered, less abundant tree species except if they are chosen by chimpanzees. Regardless, most tree selected for nesting are quite abundant (1st, 2nd, 5th 7th and 8th of the tree present in Sebitoli habitat). So, the natural occurrence of tree species probably plays a part. It is possible that some tree species met all criteria and are not chosen because of their rarity. This led to the interesting case of *Celtis africana* which meets all the criteria mentioned, even being quite abundant and yet is not chosen for nesting. Chimpanzees and elephants eat the leaves [19,20], so some trees are quite damaged and/or leafless. However, their good number make it theoretically possible to find trees good enough to make nest. Interestingly, when collecting their leaves, we have learned that local people find the odor quite strong and foul smell. It is possible that chimpanzees may also dislike the odor.

In conclusion, we demonstrated that the particular community of chimpanzees from Sebitoli mainly choose nest tree species according to the mechanical comfort they offer. In this habitat, all tree species mechanically comfortable were also chemically comfortable. These results may represent bio-inspired solutions for humans and highlight the importance of protecting these endemic plants as useful resources for humans and non-human health. Further research on these two properties might be relevant in different communities to understand tree selectivity and whether there are differences link to ecological factors (type of tree species present in their habitat) or that could be described as cultural.

Methods

Study site – Nesting behavior

The study took place in the Sebitoli area located at the extreme North part of the Kibale National Park in Western Uganda (795 km², 0°13'-0°41'N and 30°19'-30°32'E1 [21]). Between June 2017 and June 2019, the Sebitoli Chimpanzee Project team followed wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) daily and collected nesting data, including the nesting occurrence per tree species presented in a previous study [7]. A tree census in the same area, already showed the abundance of each tree species in 79 plots representative of the habitat [22]. To understand the tree species selectivity that chimpanzees exhibit for their nesting behavior, we compared ten tree species most used for "nesting" (regardless of their abundance in the habitat) to ten tree species "abundant" in their environment (>1% of trees recorded out of 95 tree species

identified) yet rarely used by chimpanzees (<1% of nests), that excludes the 3rd and 4th tree species which are *Funtumia africana* (Benth.) Stapf and *Markhamia lutea* (Benth.) K.Schum. The tree species has already been collected in 2006 and determined at the herbarium of the Laboratoire de Phanérogamie at the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) where voucher specimens have been deposited [19]. The spatial repellent property of each of those 20 species against the African mosquito *Anopheles gambiae* was considered as positive when there were significantly more repellent than the control for at least one concentration. Spatial repellent activity was reported in this study as the bioassay results for the concentration with the maximum effect.

Leaves and branches collection and characterization

During the two surveys conducted in 2019 and 2021, we collected around 5 branches with length and diameter similar to what can be found in nest, from 86 trees belonging to the 20 tree species studied so around 25 branches per tree species. We measured the area of simple leaves and the mean area of leaflets for complex leaves and obtain the area of 256 foliar units. We chose to use foliar units, i.e single leaves or folioles of complex leaves, assuming that chimpanzees do not distinguish this botanical difference. We measured ten linear distances between foliar units in around five trees per species, equivalent to the internode distance, as an index of foliar density [13] leading to 906 measurements (Supplementary Data S1).

By using the geometric morphometric approach, we aimed to make shape comparisons in a quantitative way [23]. In order to characterize the two-dimensional shape of foliar units, anatomical landmarks were set, one on each side of the base with the petiole (example in Supplementary Figure S2). Then, we placed 98 evenly spaced sliding semi-landmarks around the margins for each foliar unit [24] using tpsDig, version 2.05 [25] (Supplementary Data S3).

To compare the tree species rigidity, we placed 502 branches from 117 trees belonging to the 20 species according to an experimental design adapted to the field (schema in Supplementary Figure S4) during three surveys conducted in 2018, 2019 and 2021. We placed a 50 cm-length branch on a horizontal support. A bucket (weighing 0.750 kg) was attached to the branch 30 cm from its anchor point to the support. We successively added one liter of water at a time up to 10 L then two liters up to 24 L. The distance and angle between the branch and a horizontal reference element placed on the support were measured for each weight. We obtained relativized measurements by taking into account the distance and angle at 0 L. The branch could either bend, i.e have a deflection angle greater than 90°, break or not break. The relative rigidity

per branch was obtained from the regression coefficient of the deflection distance fitted to the weight. The relative rigidity per species was obtained from the regression coefficient of the relative rigidity per branch fitted to the branch diameter (Supplementary Data S5).

Data analysis

All statistical analyses were performed with R software, version 3.6.0 [26] and aimed to compare nesting and abundant tree species. For the distance between foliar units and their area, we used an independent Student's t-test to compare means. To analyze the foliar unit shape, we performed a geometric morphometric analysis with the 'Morpho' package version 2.9 [27], the 'geomorph' package 4.0.3 [28] and the 'Momocs' package version 1.4.0 [29]. Sliding process as well as a Procrustes alignment were performed to enable Principal Component Analysis (PCA) on the aligned coordinates of multiple specimens to quantify and visualize shape variation (residuals after translation, scaling and rotation) in low-dimensional space [24,30]. If chimpanzees could be sensitive to shape, we expected that they also could be sensitive to size of foliar units, therefore we explored allometry in our dataset. Quantification and visualization of allometry could help us to identify if the different shapes observed are associated to particular size. We obtained normalized shape scores from a 'Common Allometric Component' (CAC) that we visualized against log-transformed size [31]. Finally, the average species form was obtained with a consensus of all the foliar units. The score of the first principal component (PC) provided a quantitative value to characterize the "form" (i.e shape and size) [32] of the average foliar units per species.

When investigating branch relative rigidity, we divided our analysis according to each type of test reaction (bending, breaking or not breaking). Then, to understand whether there was a difference between abundant and nesting trees, we performed a linear regression of branch relative rigidity with branch diameter in interaction with tree type.

To gain a clear picture of the chimpanzee selectivity, we combine all our quantitative data (number of nesting occurrences, number of trees in the habitat, mean distance between foliar units, mean foliar unit form, mean rigidity and repellency) per tree species in a PCA with the package 'FactoMineR' version 2.4 [33] and 'factoextra' version 1.0.7 [34]. Finally, we implemented a conditional inference tree to extract the most discriminant variables in our data set that could give insight into chimpanzee selectivity in terms of nesting trees. We described each species by the quantitative data (number of trees in the habitat, mean distance between foliar units, mean rigidity) and the qualitative data (repellency 'yes/no' and mean foliar unit form divided in 3 categories 'small' elongated foliar unit, 'middle' size and elongated foliar

unit and ‘large’ size with elongated or hearted foliar unit) to divide our dataset according to trees type with the package ‘party’ version 1.3-10 [35].

References

1. Fruth, B., Tagg, N. & Stewart, F. A. Sleep and nesting behavior in primates: a review. Am. J. Phys. Anthropol. 166, 499–509 (2018).
2. Goodall, J. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Ann. N. Y. Acad. Sci. 102, 455–467 (1962).
3. Anderson, J. R., Ang, M. Y. L., Lock, L. C. & Weiche, I. Nesting, sleeping, and nighttime behaviors in wild and captive great apes. Primates 60, 321–332 (2019).
4. Stewart, F. A. The evolution of shelter: ecology and ethology of chimpanzee nest building. (2011).
5. Krief, S. et al. Investigations on anopheline mosquitoes close to the nest sites of chimpanzees subject to malaria infection in Ugandan Highlands. Malar. J. 11, 1–11 (2012).
6. Samson, D. R., Muehlenbein, M. P. & Hunt, K. D. Do chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) exhibit sleep related behaviors that minimize exposure to parasitic arthropods? A preliminary report on the possible anti-vector function of chimpanzee sleeping platforms. Primates 54, 73–80 (2013).
7. Lacroux, C. et al. Repellent activity against Anopheles gambiae of the leaves of nesting trees in the Sebitoli chimpanzee community of Kibale National Park , Uganda. Malar. J. 1–11 (2022). doi:10.1186/s12936-022-04291-7
8. Largo, C. J. Mosquito avoidance drives selection of nest tree species in Bornean orangutans. Folia Primatol. 80, 163 (2009).
9. Clark, L. & Mason, J. R. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European Starling. Oecologia 67, 169–176 (1985).
10. Wimberger, P. H. The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. Auk 101, 615–618 (1984).
11. Biddle, L. E., Deeming, D. C. & Goodman, A. M. Birds use structural properties when selecting materials for different parts of their nests. J. Ornithol. 159, 999–1008 (2018).
12. van Casteren, A. et al. Nest-building orangutans demonstrate engineering know-how to produce safe, comfortable beds. Proc. Natl. Acad. Sci. 109, 6873–6877 (2012).
13. Samson, D. R. & Hunt, K. D. Chimpanzees preferentially select sleeping platform construction tree species with biomechanical properties that yield stable, firm, but compliant nests. PLoS One 9, (2014).
14. Sirianni, G., Mundry, R. & Boesch, C. When to choose which tool: multidimensional and conditional selection of nut-cracking hammers in wild chimpanzees. Anim. Behav. 100, 152–165 (2015).
15. Boysen, S. T., Berntson, G. G. & Mukobi, K. L. Size matters: impact of item size and quantity on array choice by chimpanzees (Pan troglodytes). J. Comp. Psychol. 115, 106 (2001).

16. Fruth, B. & Hohmann, G. Nest building behavior in the great apes: the great leap forward? in Great ape societies 225–240 (1996).
17. Pouydebat, E., Reghem, E., Borel, A. & Gorce, P. Diversity of grip in adults and young humans and chimpanzees (Pan troglodytes). Behav. Brain Res. 218, 21–28 (2011).
18. Borel, A., Ajzenherc, Y., Moncel, M.-H., Jalme, M. Saint & Krief, S. Do orangutans share early human interest in odd objects? Curr. Anthropol. 57, 828–837 (2016).
19. Krief, S. et al. Bioactive properties of plant species ingested by chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) in the Kibale National Park, Uganda. Am. J. Primatol. 68, 51–71 (2006).
20. Tweheyo, M., Tumusiime, D. M., Muhairwe, T. & Twinomuhangi, R. Elephant damage and tree response in restored parts of Kibale National Park, Uganda. Int. J. 5, 371–377 (2013).
21. Chapman, C. A. & Lambert, J. E. Habitat alteration and the conservation of African primates : case study of Kibale National Park, Uganda. Am. J. Primatol. 50, 169–185 (2000).
22. Bortolamiol, S. et al. Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda). in International cartographic conference (2013).
23. Zelditch, M. L., Swiderski, D. L. & Sheets, H. D. Geometric morphometrics for biologists: a primer. (2012).
24. Gunz, P. & Mitteroecker, P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. Hystrix, Ital. J. Mammal. 24, (2013).
25. Rohlf, F. J. tpsDig, Digitize Landmarks and Outlines. (2006).
26. Team, R. C. R: A language and environment for statistical computing. (2021).
27. Schlager, S. "Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R." In Zheng G, Li S, Szekely G (eds.), Statistical Shape and Deformation Analysis, 217–256. (2017).
28. Baken, E., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A. & Adams, D. geomorph: enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience. (2021).
29. Bonhomme, V., Picq, S., Gaucherel, C. & Claude, J. Momocs: Outline Analysis Using R. J. Stat. Softw. 56, 1–24 (2014).
30. Rohlf, F. J. & Slice, D. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst. Zool. 39, 40–59 (1990).
31. Klingenberg, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. Dev. Genes Evol. 226, 113–137 (2016).
32. Needham, A. E. The form-transformation of the abdomen of the female pea-crab, Pinnotheres pisum Leach. Proc. R. Soc. London. Ser. B-Biological Sci. 137, 115–136 (1950).
33. Lê, S., Josse, J. & Husson, F. FactoMineR: a package for multivariate analysis. J. Stat. Softw. 25, 1–18 (2008).
34. Kassambara, A. & Mundt, F. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. (2020).

35. Hothorn, T., Hornik, K. & Zeileis, A. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. J. Comput. Graph. Stat. 15, 651–674 (2006).

Acknowledgements

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority, Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research at Sebitoli in Kibale NP, Uganda. We offer profound thanks to Jean-Michel Krief, co-director of the Great Ape Conservation Project, the field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project: Deogratius Kiomuhangi, Emmanuel Balinda, John Koojo, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Nelson Tugume, especially John Musinguzi and Charles Twesige for their valuable and cheerful fieldwork.

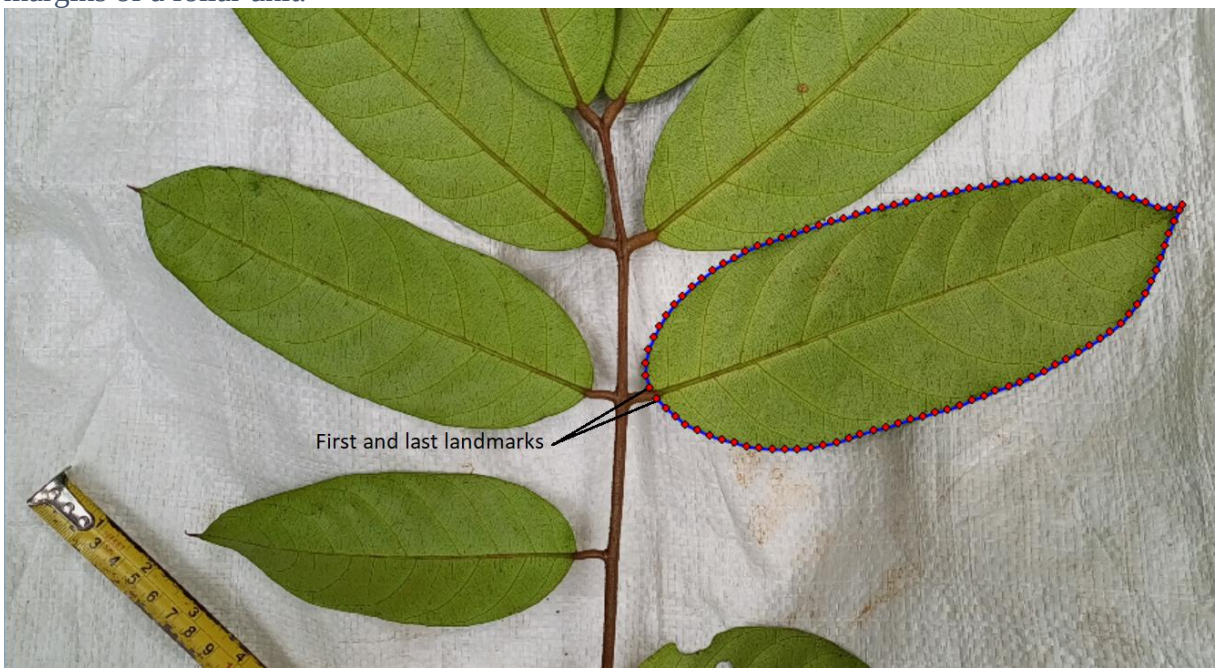
Author contributions statements

SK and EP conceived the research. CL, EP and SK conceived the paper. CL drafted the manuscript. SK organized the data collection and AA coordinated the field teams. EA, SDu and AA offered administrative and technical support. SDo conceived the rigidity test. CL collected and measured the branches and leaves. CL conducted the rigidity test. CL, SDo and RC analyzed the data. All authors read and revised the manuscript and approved the submitted version of the paper. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Supplementary information

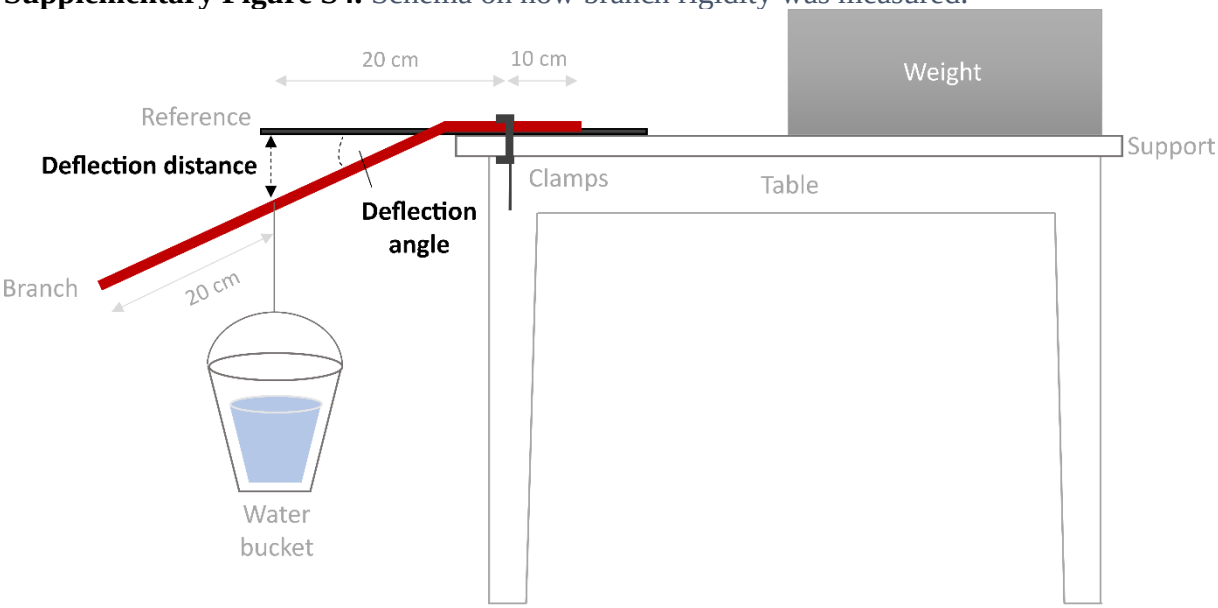
Supplementary Data S1. Data of the distance between foliar units.

Supplementary Figure S2. Example of the evenly spaced sliding semilandmarks around the margins of a foliar unit.



Supplementary Data S3. Data on the morphometry of the foliar units.

Supplementary Figure S4. Schema on how branch rigidity was measured.



Supplementary Data S5. Data of branches rigidity.

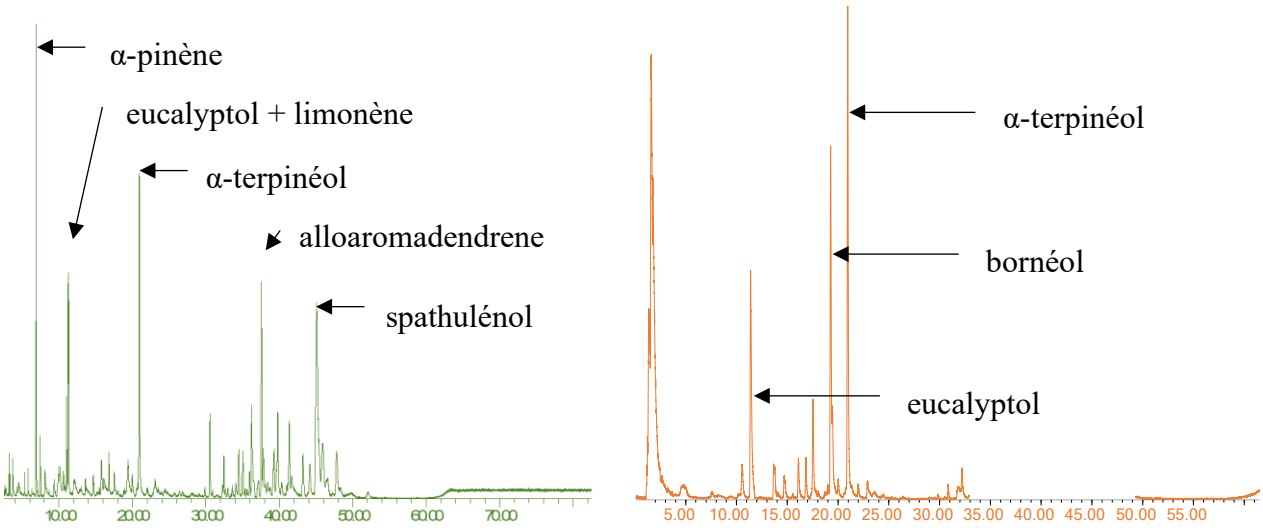
Conclusion

Les chimpanzés de Sebitoli choisissent principalement les espèces d'arbres pour des raisons de confort biomécanique, en ne retenant que les espèces d'arbres ayant des unités foliaires de taille moyenne et allongées, suivies par les espèces ayant une densité foliaire plus élevée et un diamètre de branche plus petit, qui se cassent davantage. En parallèle, il a été observé que la majorité des espèces d'arbres sélectionnées (70%), ont des feuilles dont l'huile essentielle montre des propriétés répulsives spatiales contre l'espèce de moustique *Anopheles gambiae*. Ces propriétés répulsives peuvent apporter un 'confort chimique' aux chimpanzés en leur permettant d'éviter potentiellement les arthropodes volants qui peuvent être considérés comme une nuisance.

Perspectives

Afin de déterminer les composés chimiques présents chez les espèces d'arbres que nous avons étudiés, des échantillons de feuilles sèches et les hydrolats ont été envoyés à l'Institut de Chimie de Nice au sein de l'équipe du professeur Xavier Fernandez. Deux méthodes majeures d'analyses entrent en jeu : la chromatographie en phase gazeuse couplée à une spectrométrie de masse pour les feuilles séchées, ainsi que la micro-extraction en phase solide pour les hydrolats. Un exemple des chromatogrammes obtenus pour *Eucalyptus grandis* (Figure 4-7), où on ne trouve pas tous les mêmes composés dans les deux échantillons.

Figure 4-7 Chromatogrammes des composés identifiés dans les feuilles sèches (à gauche) et l'hydrolat (à droite) d'*Eucalyptus grandis*.



Plus de composés ont été identifiés dans les échantillons de feuilles sèches (46 pour les arbres-nids et 64 pour les arbres abondants) que dans les échantillons d'hydrolats (36 pour les arbres nids et 23 pour les arbres abondants) (Tableau 4-4).

Si la quantité d'huile essentielle était suffisante après les tests d'activités avec les moustiques, les huiles étaient soumises à une chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectromètre de masse. Une deuxième extraction d'huile essentielle de certaines espèces d'arbres ayant montré des propriétés répulsives, ont été conduites. Pour cela, nous avons collecté des feuilles fraîches sur le terrain que nous avons emmené au Kahangi Estate dirigé par Alan Tulip afin d'effectuer une hydrodistillation sur place. Les résultats s'intègrent dans les travaux de différents étudiants. Ils ne sont pas présentés dans ce manuscrit même s'ils s'inscrivent en partie dans le cadre de cette thèse. L'objectif est de trouver les composés potentiels responsables des propriétés répulsives des plantes.

Tableau 4-4 Liste des composés identifiés dans les échantillons de feuilles (F) et hydrolat (H) dans les 20 espèces d'arbres étudiées.

Type arbre	**Espèces d'arbres-nid**																				**Espèces d'arbres abondantes**																							
Nom scientifique	**D. ab**		**S. sc**		**C. me**		**V. no**		**T. af**		**L. se**		**C. go**		**O. we**		**E. gr**		**N. af**		**C. gr**		**U. co**		**T. ma**		**N. ma**		**T. pa**		**N. bu**		**E. em**		**C. af**		**C. al**		**A. ch**	
Echantillon	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H
α-copaene					x						x								x				x						x													
α-humulene									x												x		x																			
α-humulene-epoxide										x																																
α-ionone			x	x			x												x	x	x		x		x	x	x	x	x						x		x				
α-irisone																										x										x		x				
α-pinene		x															x																									
α-terpineol														x			x	x		x																						
β-bourbonene																					x																					
β-caryophyllene					x																x		x																			
β-ionone							x							x									x		x	x	x				x		x		x		x	x			
β-pinene					x																																					
γ-cadinene									x		x																															
γ-muurolene									x		x																															
δ-cadinene								x	x												x		x																			
(E)-β-ionone																										x																
(E,E)-2,4-heptadienal																											x										x					
(E,E)-3,5-octadien-2-one																																					x					
(Z)-3-hexen-1-ol							x																																			
1,5-epoxysalvial-4(14)-ene								x																																		
1-acetylcyclohexene													x												x																	
2,6-dimethyl-pyrazine																															x											
2-ethyl-6-methylbenzenamine										x																																
2-phenylethanol							x																																			
3-methylpyrazole																																										
6-methylhepta-3,5-dien-2-one			x										x												x		x		x		x				x		x		x			
acetic acid																											x															
alloaromadendrene																	x																x									

| | | |

DISCUSSION GENERALE



DISCUSSION

Afin de savoir si les chimpanzés étudiés sélectionnent des espèces d'arbres pour faire leur nid à partir de propriétés phytochimiques et biomécaniques, cette thèse se proposait de répondre successivement à plusieurs questions : (1) Le comportement de construction de nid est-il homogène au sein du groupe social étudié et s'il varie, quels facteurs ont un rôle significatif sur les caractéristiques principales du nid, notamment le choix des espèces botaniques ? (2) L'environnement des chimpanzés abrite-t-il des moustiques et tiques susceptibles de perturber leur sommeil et donc d'influencer leur choix pour réduire ces nuisances et éventuellement, certaines espèces sont-elles vectrices de pathogènes ? (3) Les espèces d'arbres sélectionnées pour les nids sont-elles des plantes médicinales utilisées par les populations humaines africaines pour repousser les insectes gênants pour construire leurs nids et pouvons-nous mettre en évidence en laboratoire de telles propriétés à partir de leurs huiles essentielles ? Le choix effectué par les chimpanzés concernant les espèces d'arbres montre-t-il une prise en compte de ces facteurs ou/et de caractéristiques rendant les structures de nids plus confortables et les plus stables ?

Nous avons donc eu recours à une approche pluridisciplinaire, associant l'éthologie, la botanique, l'entomologie, la médecine afin de pouvoir répondre à ces différentes questions dont voici un bref résumé des principaux résultats.

Ainsi, à travers les données collectées et analysées sur le comportement de construction de 2291 nids de 51 chimpanzés de la communauté de Sebitoli dans le parc national de Kibale en Ouganda pendant plus de 5 ans, nous avons pu montrer que plusieurs aspects du comportement de construction de nid sont influencés par les conditions météorologiques de la journée et l'individu impliqué. Ainsi, en saison des pluies, les individus construisent leurs nids plus tôt, dans des arbres au diamètre de tronc plus large et au sein de groupes plus importants. Ils choisissent également des sites de nids en plus basse altitude, plus proches de la rivière et sur des pentes moins fortes pendant la saison des pluies par rapport à la saison sèche. En parallèle, les mâles construisent des nids plus longs et épais, ainsi que plus bas et dans des arbres plus fins, que les femelles. Ils commencent la construction plus tard et y restent moins longtemps. Les sites de nids des mâles sont répartis de façon plus homogène sur le territoire que ceux des femelles. Il est à noter que les groupes comprenant des femelles proceptives comprennent plus d'individus, et ces femelles construisent des nids plus bas que les autres femelles. Enfin, les juvéniles construisent leurs nids plus hauts et y passent plus de temps que les sub-adultes et que les adultes. En outre, les chimpanzés de Sebitoli ne construisent pas de nids au sol. Par

opposition à l'ensemble de ces variations interindividuelles liées à l'âge, au sexe, à la physiologie des individus et à la saison, nos résultats montrent que par contre, il existe un choix consensuel au sein de la communauté pour les espèces d'arbre dans lequel les fabriquent leurs nids. Ainsi, alors que 95 espèces arbres sont disponibles selon les recensements, 10 espèces d'arbres représentent plus de 80% des nids et 3 espèces la moitié d'entre eux. Ce choix varie très peu d'un individu à l'autre, seul l'ordre de préférence change légèrement en partie selon son matrilignage. Il reste assez homogène au niveau de la communauté et du temps.

Une collecte de 2200 moustiques et de 470 tiques présents dans l'habitat a mis en lumière le risque d'exposition auquel les chimpanzés de Sebitoli font face. L'abondance des moustiques dans l'habitat de Sebitoli ne varie pas significativement en fonction des saisons durant notre étude, mais semble dépendre de certains facteurs microclimatiques. Plus il fait chaud et humide, plus le nombre de moustiques femelles capturées est élevé. Les moustiques femelles capturées sont également plus nombreuses sur les sites en basse altitude, au sol par rapport à la hauteur de nid et dans les espèces d'arbres abondantes par rapport aux espèces utilisées pour les nids. Ainsi, le risque d'être piqué n'est pas le même sur l'ensemble du territoire et varie avec les conditions météorologiques de la nuit. L'abondance des tiques capturées par trois différentes méthodes varie quant à elle en fonction de la température de la journée et du type de végétation. Les tiques capturées, comme les moustiques sont plus abondantes quand il fait chaud. Nous avons démontré que sur les sept espèces de tiques collectées et identifiées, certaines étaient porteuses d'agents pathogènes incluant deux genres de piroplasmes et quatre genres de bactéries identifiées par détection moléculaire. Pour la première fois, une espèce de tiques *Amblyomma tholloni*, infectée par un pathogène du genre *Rickettsia* dans notre étude, a été trouvée directement dans le nid d'un chimpanzé.

Ces deux premières étapes de notre étude montrent donc que les chimpanzés étudiés sont exposés à des nuisances non négligeables par des tiques et moustiques au cours de la nuit et choisissent un nombre réduit d'espèces d'arbres pour faire leur nid. L'étude des différentes propriétés des dix espèces d'arbres les plus utilisées pour construire un nid et des dix espèces d'arbres abondantes dans l'habitat mais non sélectionnées pour les nids, a permis de mieux comprendre la sélectivité des espèces d'arbres. Premièrement, de nombreuses propriétés biologiques et ethnomédicinales sont reconnues dans les espèces d'arbres présentes dans l'habitat des chimpanzés, plus particulièrement dans les feuilles des espèces d'arbres les plus utilisées pour construire un nid. Puis nous avons testé et observé que la majorité des espèces

d'arbres sélectionnées (70%) ont des feuilles dont l'huile essentielle montre des propriétés répulsives spatiales contre l'espèce de moustique *Anopheles gambiae*. Enfin, nous avons montré que les critères les plus déterminants pour expliquer la sélectivité des espèces d'arbres étaient biomécaniques. Les chimpanzés de Sebitoli ont choisi des espèces d'arbres avec des unités foliaires de taille moyenne et allongées et une densité foliaire élevée. Ainsi les chimpanzés choisissent des espèces d'arbres « confortables » à la fois mécaniquement et chimiquement.

Comment ces résultats s'inscrivent-ils dans les connaissances actuelles portant sur les interactions des chimpanzés avec les plantes et les agents pathogènes au sein de leur écosystème ? Nous discuterons ces résultats avec une approche pluridisciplinaire, afin d'offrir une vision assez holistique de la compréhension de ce travail dans un contexte actuel de réflexion autour des solutions basées sur la nature et de bio-inspiration.

I) Dormir tranquille en forêt tropicale : où et comment chaque chimpanzé construit son nid ?

Il est important de préciser que les nids ont été traités comme des entités individuelles, mais les chimpanzés sont des êtres sociaux dont les relations et les situations sociales au sein du groupe dans lequel ils se trouvent pendant la journée influencent probablement la sélectivité des sites de nids pour la nuit (Fruth 1995). Ici, les nids ont été considérés selon des choix individuels sans prise en compte de la proximité du congénère. Ainsi quand un chimpanzé est dans un groupe d'individus, les premiers commencent à construire un nid et la disponibilité en termes d'arbres n'est pas identique pour les suivants. D'autre part, on ne considère qu'un petit nombre de facteurs et il est tout à fait possible que d'autres puissent entrer en jeu, comme la présence d'autres animaux nocturnes qui peut perturber le sommeil.

Le nombre d'espèces végétales utilisées pour construire un nid et la réutilisation d'un ancien nid restent constants entre les saisons, comme pour les communautés de Kom-Wim et Issa (Fotang et al., 2021; Stewart, 2011b) et ne varient pas entre le sexe ou l'âge des individus. Ces deux aspects du comportement de construction de nid ne seraient donc pas liés aux conditions météorologiques ou à l'individu. Ils pourraient donc être des caractéristiques de la communauté ou de l'environnement dans lequel elle vit. McGrew (2004) a suggéré que la fréquence des nids faits avec plus d'un arbre pourrait être une conséquence de la densité des arbres individuels et

le degré de fermeture de la canopée présents dans l'habitat. En parallèle, les chimpanzés d'Issa réutilisent plus de nids dans certains types d'habitat (forêt plus que les zones boisées) (Stewart, 2011b).

a. Effet de la météo et de la présence des moustiques sur la construction des nids et le choix du site

L'habitat principal d'une communauté est un paramètre important à considérer lors de l'étude du comportement de construction des nids. Ceci est d'autant plus vrai qu'il existe une multitude d'habitats possibles pour les chimpanzés, allant de la forêt tropicale dense à la savane ouverte qui impliquent des climats et des saisonnalités différents (Lindshield et al., 2021). Cela peut rendre difficile la comparaison des saisons entre les communautés où vivent les individus. Par exemple, la saison sèche d'une savane est beaucoup plus sèche que celle d'une forêt tropicale, avec parfois aucune précipitation pendant plusieurs mois. Ainsi, les conséquences sur la distribution temporelle des arthropodes piqueurs et éventuellement sur la saisonnalité de certains comportements de construction de nids peuvent varier d'un site à l'autre en fonction du type d'habitat dans lequel on se trouve. On pourrait s'attendre à une distribution beaucoup plus saisonnière des arthropodes dans les habitats de savane par rapport aux habitats forestiers, ce qui pourrait conduire à des comportements de construction de nids plus saisonniers dans ces zones également. En outre, la végétation feuillue et ligneuse peut être relativement rare pendant plusieurs mois de l'année dans les paysages plus secs, ce qui implique une disponibilité saisonnière de certains matériaux de construction de nids dans ces zones (Baldwin et al., 1981; Hernandez-Aguilar et al., 2013).

A Sebitoli, nous sommes dans une forêt tropicale où la saison des pluies diffère relativement peu de la saison sèche avec une différence d'humidité de 4,4%, de température de 0,5°C, et avec deux fois plus de précipitations.

Durée et temps associés au comportement de construction de nid

Plus il fait humide et plus les chimpanzés de Sebitoli commencent et finissent de construire leurs nids plus tôt dans la soirée, sans que la durée passée à construire le nid ne soit impactée. Une forte humidité peut être associée à plus de nuages, ce qui diminue la luminosité ambiante et pourrait pousser les chimpanzés à se coucher plus tôt. En plus, il a été observé que des moustiques peuvent être actifs plus tôt les jours de plus forte humidité (Dow & Gerrish, 1970).

Ainsi, les chimpanzés pourraient se coucher plus tôt les jours de forte humidité afin d'éviter les moustiques. En parallèle, plus il fait chaud, plus les chimpanzés se réveillent et quittent le nid plus tard. Or, on sait que les chimpanzés, habituellement diurnes, peuvent avoir des activités nocturnes, et cela, particulièrement lorsqu'il fait chaud (Pruetz, 2018; Tagg et al., 2018) ce qui est observé également à Sebitoli grâce à un dispositif de caméra-pièges (voir Article 1 dans les annexes). Même si ces réveils nocturnes peuvent paraître occasionnels dans la forêt de Sebitoli (3,3%) (voir Article 1 dans les annexes), on ne mesure que les fois où l'individu sort du nid, va au sol et passe devant une caméra. Ainsi, la température augmente l'heure de réveil et donc la durée de sommeil potentiel des chimpanzés, possiblement car elle perturbe la qualité de leur sommeil (Videan, 2006b).

Taille du groupe

Plus l'humidité relative est élevée, plus les individus ont tendance à dormir en groupes plus importants. Parallèlement, il est observé que plus l'humidité relative est élevée, plus les moustiques femelles sont abondants. Ces résultats confortent l'hypothèse selon laquelle dormir en groupes plus importants permettrait aux individus de réduire le risque d'être piqué par effet de dilution (Samson et al., 2019). Alternativement, il est aussi possible que les groupes de nids soient plus grands en lien avec des groupes de jour plus grands. En journée, la taille des groupes peut être liée à la disponibilité en fruits : lorsqu'elle est basse, les individus de certaines communautés forment de plus petits groupes afin de réduire la compétition (Chapman et al., 1995; N. Itoh & Nishida, 2007), quand d'autres ne modifient pas la taille de leur groupe (Moscovice et al., 2007). Dans la réserve de Gishwati, la taille des groupes de nids, mesurée par des recensements, était négativement liée à la disponibilité en fruits (Chancellor et al., 2012). A Sebitoli, même si certains fruits sont hautement saisonniers, la quantité de nourriture disponible est suffisante tout au long de l'année (Couturier et al., 2022). La disponibilité alimentaire aurait peu d'impact sur la taille des groupes de nids à Sebitoli, mais une étude quantifiant la taille des groupes la journée, la nuit et en fonction de la disponibilité alimentaire serait nécessaire pour valider cette hypothèse.

Hauteur du nid

Il est important de noter qu'aucun nid au sol n'a été observé au cours de notre étude. Une des hypothèses principales pour l'existence de nids au sol est l'absence ou le faible risque de prédation terrestre (Pruetz et al., 2008). A Sebitoli, il n'y a pas plus de prédateurs terrestres naturels, mais il est possible que le comportement de construire un nid en hauteur pour éviter

les prédateurs ait persisté et disparaisse avec le temps (Pruetz et al., 2008). Toutefois, la présence humaine est très élevée à la limite de leur territoire, jusqu'à 335 habitants/km² en bordure du parc (Hartter, 2010). Elle peut ne pas être perçue comme une menace au sein de la forêt puisque les chimpanzés ne sont pas activement chassés. Cependant, entre le processus d'habituation et la présence de braconniers dans la forêt, la présence humaine peut être une perturbation suffisante pour avoir un impact sur le comportement des chimpanzés. En outre, Sebitoli connaît une forte présence d'éléphants dans la forêt, ce qui peut également constituer une perturbation terrestre (J. R. Anderson, 2000). En raison de toutes ces perturbations potentielles, les chimpanzés de Sebitoli peuvent éviter de construire leurs nids au sol. Il est aussi envisageable que la présence plus importante de moustiques trouvés au niveau du sol par rapport à la hauteur moyenne du nid puisse jouer un rôle (Stewart, 2011a). Parallèlement, il est possible que les chimpanzés veuillent éviter les insectes et acariens non volants, comme les nombreuses tiques que nous avons trouvées sur la végétation au sol.

Plus il fait chaud, plus les individus semblent construire des nids bas, un effet qui n'entraîne pas de différences significatives dans la hauteur des nids entre des saisons qui se différencie plus par l'humidité et les précipitations que par la température. Puisqu'il existe un gradient de température positif du sol vers la canopée (Freiberg, 1997), les chimpanzés pourraient adapter la hauteur de leur nid afin d'obtenir une température relativement similaire, c'est à dire en étant plus bas quand il fait chaud et plus haut quand il fait plus froid. Les humains ayant des préférences pour une température modérée pour s'endormir (Lan et al., 2017), on peut envisager que les chimpanzés aussi. Ainsi, la hauteur du nid pourrait être un levier possible afin de sélectionner une température adéquate chez les chimpanzés. Il ne s'agit que d'une hypothèse qui nécessite des études complémentaires avec la mesure des températures dans un nid pour être confirmée. L'impact de la hauteur sur l'abondance des moustiques n'a été traité que de manière binaire dans notre collection (2 m versus 10-12 m). Une étude avec un nombre plus important de hauteurs intermédiaires (4, 6, 8, 14, 16, 20 m par exemple) nous permettrait de comprendre l'impact de différentes hauteurs de nid sur le risque d'exposition aux moustiques.

Caractéristiques physiques de l'arbre

Plus il fait humide, plus les chimpanzés privilégient les arbres à gros troncs pour construire leurs nids. Cette différence est significative, mais ne correspond qu'à un écart de trois centimètres entre les arbres-nids pendant la saison des pluies (34,36 cm) et la saison sèche (37,60 cm). Les implications biologiques d'une telle différence sont difficiles à envisager,

d'autant plus qu'aucune différence n'est observée dans la communauté d'Issa, seule communauté ayant traité de la différence des nids entre les saisons (Stewart, 2011b). Selon l'assistant qui a escaladé les nids, John Kakonge, les arbres de plus grand diamètre sont les plus faciles à escalader lorsque les écorces sont mouillées par les précipitations. Il est possible que les chimpanzés ne soient pas impactés de la même manière que notre assistant qui montait avec des griffes par l'humidité du tronc, d'autant plus que les chimpanzés peuvent utiliser un arbre différent de celui dans lequel ils construisent leur nid pour l'ascension.

Caractéristiques physiques du nid

Les dimensions moyennes du nid (longueur, largeur, épaisseur et quantité de feuilles) restent inchangées entre les saisons. Ces caractéristiques ne semblent donc pas être modifiées en réponse à d'éventuelles variations de température et de l'humidité.

Choix du site de nids

La surface des sites de nids répartis sur le territoire est similaire entre la saison sèche (20,99 km²) et la saison des pluies (21,40 km²). Cependant, on note avec la distribution par noyau de Kernel, une utilisation du territoire différente avec une plus forte utilisation du Nord-Est du territoire pendant la saison sèche. L'attractivité de cette partie de l'habitat peut s'expliquer en partie par la forte présence de champs de maïs au Nord-Est, principalement en saison sèche (voir Article 1 dans les annexes).

Pendant la saison sèche, les sites de nids sélectionnés sont significativement plus éloignés d'un point d'eau que pendant la saison des pluies. Initialement, l'hypothèse était que les chimpanzés puissent éviter les zones humides proches de l'eau lorsque les moustiques sont abondants et on pensait que cette période correspondait à la saison des pluies. Or à Sebitoli, le nombre moyen de moustiques femelles capturés dans les 576 pièges posés ne diffère significativement pas entre la saison sèche (3,83) qu'en saison des pluies (3,13). Il faut noter par ailleurs que Sebitoli est un site très humide avec des rivières et marécages présents dans tout l'habitat (toute zone est à moins d'un kilomètre d'un point d'eau) tout au long de l'année, mais avec un niveau plus réduit pendant la saison sèche. Pour mieux comprendre si l'éloignement des sites de nids d'un point d'eau peut être une réponse aux moustiques, une étude complémentaire serait nécessaire. Il s'agirait de mesurer le nombre de moustiques en fonction de la distance à un point d'eau selon son niveau. A Sebitoli, la distance à un point d'eau est aussi liée à l'altitude puisque les rivières ou les marécages sont dans des vallées. On retrouve ainsi que les sites de nids sont

significativement en basse altitude pendant la saison des pluies en lien avec une plus forte humidité. Un résultat là encore inattendu, puisque plus il fait humide, plus il y a de moustiques, or les moustiques sont moins nombreux en haute altitude. Ainsi, les chimpanzés de Sebitoli ne choisissent pas l'altitude de leurs sites de nids en réponse à la présence des vecteurs. D'autres facteurs pourraient entrer en jeu, les zones en plus basses altitudes et proches des rivières ont peut-être une composition particulière en espèces et en structure d'arbres que les chimpanzés pourraient sélectionner lorsqu'il fait humide.

Les chimpanzés construisent leurs nids sur des sites avec de fortes pentes tout au long de l'année. Pendant la saison des pluies, plus humide et froide, les individus sélectionnent des pentes plus exposées à l'Ouest et reçoivent plus longtemps les derniers rayons de soleil. Pendant la saison sèche, ils choisissent des pentes exposées plus à l'Est et reçoivent plus rapidement les premiers rayons du soleil, ce qui pourrait contribuer à leur réveil plus tôt pendant cette saison. Hernandez-Aguilar et ses collègues (2013) ont constaté que sur les pentes orientées vers l'ouest, les chimpanzés préféraient orienter leurs nids vers l'ouest dans l'arbre, et que sur les pentes orientées vers l'est, ils préfèrent orienter leurs nids vers l'est dans l'arbre. Ils suggèrent que les chimpanzés pourraient bénéficier soit d'une lumière un peu plus longue pour la construction du nid, soit d'utiliser la partie la plus chaude de l'arbre, soit de recevoir le premier soleil du matin. L'effet de la saison n'avait pas été mesuré, mais ils avaient pris en compte l'orientation du nid dans l'arbre et que cela peut jouer un rôle dans la quantité de soleil que reçoit un chimpanzé depuis son nid (Hernandez-Aguilar et al., 2013).

b. Effet du sexe de l'individu sur la construction des nids et le choix du site

Durée et temps associés au comportement de construction de nid

Les durées de construction des nids à Sebitoli ne diffèrent pas entre les mâles et les femelles alors que dans la communauté d'Issa, les femelles mettent plus de temps à construire leurs nids que les mâles (Stewart, 2011b). La première hypothèse proposée était que les femelles pourraient investir davantage dans la construction du nid afin d'offrir une structure plus solide pour elles-mêmes et leur bébé. Une étude mesurant la solidité des nids en fonction du sexe serait intéressante. Indirectement, la complexité des nids a été estimée par la quantité de temps passée à la construction, un lien discutable puisque la maîtrise d'une compétence peut être liée à son exécution rapide. De toute façon, les femelles avec et sans enfant non sevré passent la même quantité de temps dans la construction du nid à Sebitoli et Issa. Il a été suggéré ensuite que

parce que les femelles de Gombe pêchent des insectes plus fréquemment et pendant de plus longues périodes (McGrew et al., 1979) ou que celles de Taï sont plus efficaces à casser des noix que les mâles (Boesch & Boesch, 1984), elles peuvent également être prédisposées à la maîtrise d'une autre compétence matérielle qu'est la construction de nid. Ou bien les mâles peuvent être moins compétents parce que le temps qu'ils consacrent à observer et à apprendre est limité par le temps qu'ils passent à maintenir la hiérarchie et les relations sociales (Boesch & Boesch, 1984). Nos résultats ne soutiennent pas ces hypothèses à Sebitoli puisque nous n'observons pas de différences dans le temps de construction entre les mâles et les femelles. Ainsi, la construction de nid pourrait bien être une compétence matérielle et, comme pour les outils, il y aurait des différences entre les communautés.

Les mâles commencent à construire leurs nids plus tard et ont donc des durées de sommeil potentiel (11h 38m 12s) et dans le nid (12h 01m 25s) plus courtes que les femelles (11h 46m 07s et 12h 12 09s), particulièrement les femelles non réceptives (11h 47m 31s et 12h 13m 54s). En effet, les femelles cyclées se lèvent généralement plus tôt. Ainsi, comme à Gombe, les mâles et les femelles cyclées de Sebitoli ont des périodes d'activités en journée plus longues que les femelles non réceptives (Lodwick et al., 2004). Ce phénomène pourrait trouver son origine dans le fait que les femelles non réceptives soient moins sociables et donc arriveraient à assurer toutes les activités essentielles pendant la journée plus efficacement. Les mâles auraient besoin d'un temps supplémentaire dans la journée pour socialiser (Watts, 2002), patrouiller le territoire (Watts & Mitani, 2001) et pour les éventuels efforts d'accouplement (Tutin, 1979). Quant aux femelles réceptives, elles deviennent plus attirantes avec leur gonflement sexuel (Yerkes & Elder, 1936) et doivent faire face au harcèlement des mâles et à une compétition alimentaire accrue (Tutin, 1979).

Taille du groupe

Au moment de construire les nids, on observe d'ailleurs que les femelles cyclées se retrouvent au sein de groupe plus large (7,5) que les femelles non réceptives (5,5).

Hauteur du nid

Les mâles de Sebitoli construisent des nids plus bas que les femelles, ce qui est en accord avec d'autres sites d'étude (Brownlow et al., 2001; Pruetz et al., 2008; Samson, 2012; Stewart, 2011b). Cette différence proviendrait du dimorphisme sexuel de la masse corporelle (Jungers & Susman, 1984) : comme ils sont plus lourds de 30% en moyenne, il y a un plus grand risque que les branches cèdent sous leur poids. Ils peuvent donc construire leurs nids plus près du sol

afin de minimiser le risque de blessure par chute ou parce que les branches inférieures ont un diamètre plus important. De plus, les chimpanzés mâles de grande taille grimpent moins verticalement afin de limiter leur dépense énergétique quotidienne (Hunt, 1994). Ainsi, en construisant leurs nids plus bas, ils bénéficieraient de coûts énergétiques pour grimper plus faibles et d'une plus grande stabilité (Samson, 2012).

En parallèle, les femelles cyclées construisent leurs nids plus bas que les femelles non réceptives. Les mâles pourraient essayer de se positionner sous les femelles réceptives, comme à Nimba où les nids au sol sont principalement effectués, peut-être comme une stratégie de « mate-guarding » (Koops et al., 2007). A Sebitoli, aucun nid au sol n'est observé et la stratégie pourrait être comme chez les bonobos de se positionner dans le même arbre mais plus bas. Nous observons 17 cas où les chimpanzés mâles sont dans le même arbre que les femelles avec un gonflement ano-génital. Toutefois, la position exacte des individus dans l'arbre, n'est pas mesurée donc nous ne pouvons pas confirmer cette hypothèse. Il n'est pas encore clair si le fait que les femelles avec un œstrus 2 ou 3 construisent leurs nids plus bas est intentionnel ou peut-être le résultat d'une possible difficulté des femelles à aller en hauteur avec leur gonflement uro-génital, une hypothèse encore non testée.

Caractéristiques physiques de l'arbre

Les femelles de Sebitoli construisent leur nid dans des arbres avec un diamètre plus gros que les mâles comme à Fongoli (Stewart, 2011b). Un arbre de plus gros diamètre n'indique pas nécessairement un arbre plus grand puisqu'il n'y a pas de différence dans la taille des arbres entre les mâles et les femelles. L'explication biologique derrière cette différence reste encore à élucider. Il est possible que les arbres avec un diamètre plus gros aient des branches plus grosses et solides dans l'ensemble de l'arbre. Ainsi même en construisant leurs nids plus hauts que les mâles, elles obtiendraient des branches suffisamment solides et grosses pour assurer la construction de leurs nids.

Caractéristiques physiques du nid

Une dernière conséquence du dimorphisme sexuel se trouve dans la taille des nids, où les mâles de Sebitoli, comme ceux de Fongoli (Stewart, 2011b) et Toro-Semliki (Samson, 2012), construisent des nids plus longs et épais que les femelles.

Choix du site de nids

Les six adultes femelles étudiées ont une surface de site de nids plus petite (7,79 km²) que les huit adultes mâles étudiés (10,11 km²). Cette surface de site de nids peut représenter ou être

corrélée à l'utilisation du territoire de jour par les chimpanzés. En effet, pendant la journée, les individus n'exploitent qu'une partie du territoire de la communauté, en particulier les femelles qui vivent dans des zones plus restreintes appelées « core area » contre des surfaces plus grandes pour les mâles dans certaines communautés (Chapman & Wrangham, 1993; Lehmann & Boesch, 2005) et même l'ensemble du territoire pour les mâles d'autres communautés (Williams et al., 2002). A Sebitoli, les sites de nids des mâles ne couvrent pas la totalité du territoire. Ainsi, les sites de nids pourraient être un indicateur du « core area » des individus, et il serait intéressant de les comparer dans une prochaine étude. Toutefois, il est possible que les résultats diffèrent avec l'utilisation du territoire de jour, car (i) nous avons des difficultés à les suivre en soirée sur l'ensemble de leur territoire, comme lorsqu'ils visitent discrètement les champs de maïs (Krief et al., 2014b, Article 1 dans les annexes) (ii) les sites de nids pourraient être soumis à des pressions de sélection plus importantes que les déplacements en journée, comme par exemple construire un nid lors d'une patrouille pourrait être plus risqué.

Les femelles à Sebitoli sont plus excentrées que les mâles sur le territoire comme certaines femelles à Taï (Lehmann & Boesch, 2005), mais pas à Kanyawara (Chapman & Wrangham, 1993). Elles peuvent être attirées par la périphérie parce qu'elles y trouvent des ressources alimentaires d'intérêt, comme le maïs (voir Article 1 dans les annexes). Les mâles présentent moins de fidélité pour leurs sites et couvrent un plus large territoire, ce qui pourrait expliquer que les centroïdes de leurs sites de nids soient plus centraux. A Sebitoli, contrairement à d'autres sites, les bordures du territoire ne sont pas associées à la présence d'autres communautés, sauf au Sud. Il est donc moins probable que les femelles utilisent les zones périphériques pour rechercher des partenaires hors groupe ou pour participer à des patrouilles frontalières afin de défendre le territoire contre les communautés voisines (Lehmann & Boesch, 2005).

c. Effet de l'âge de l'individu sur la construction des nids

Durée, temps et caractéristiques physiques associés au comportement de construction de nid

La durée de construction du nid est similaire entre les différentes classes d'âge. Un manque de données sur les caractéristiques physiques des nids des juvéniles et les sub-adultes ne nous permet pas de confirmer statistiquement que leurs nids sont plus petits et moins complexes que les adultes. L'étude à Fongoli montre que les architectures de nids des immatures sont moins

complexes que celles des adultes (Stewart, 2011b). Il est possible qu'en grandissant les individus soient de plus en plus efficaces à construire leurs nids. Ainsi, le temps de construction pourrait être équivalent entre les juvéniles qui construisent un petit nid lentement et les adultes qui construisent un grand nid rapidement.
En ce qui concerne la durée passée dans le nid, les juvéniles y passent statistiquement plus de temps que les adultes et sub-adultes alors que pourtant on les entend se réveiller plus tôt et quitter le nid plus tôt. Ainsi, les juvéniles mettraient plus de temps à être actifs après leur réveil que les adultes.

Hauteur du nid

Les juvéniles construisent des nids plus hauts, comme à Fongoli (Stewart, 2011b), probablement en raison d'une différence de masse corporelle, similaire à celle constatée entre les sexes. Une explication corroborée par la distinction que nous faisons entre les immatures juvéniles et immatures sub-adultes, qui permet d'observer que les juvéniles construisent plus bas que les sub-adultes, eux-mêmes plus bas que les adultes. Stewart (2011b) avait suggéré que les immatures construiraient leurs nids plus hauts, car ils seraient plus vulnérables à la prédation terrestre ou qu'il y aurait plus de branches de fin diamètre en hauteur, plus facilement manipulables par des individus plus petits. Le cas de Sebitoli, sans prédateurs naturels terrestres, mais avec une forte pression humaine et de présence d'éléphants, semble soutenir la seconde hypothèse et/ou élargir le concept de la première hypothèse à la perturbation terrestre.

Au cours de cette thèse, nous avons décrit le comportement de construction des nids chez les chimpanzés de Sebitoli et étudié les facteurs qui l'influencent. Un accent particulier a été mis sur la sélectivité des espèces d'arbres, que nous avons décidé de traiter dans un paragraphe entier.

II) Caractéristiques participant à la sélectivité des espèces d'arbres pour les nids chez les chimpanzés de Sebitoli

a. Stabilité et variabilité de la sélectivité des espèces d'arbres

A Sebitoli, comme dans toutes les autres communautés de chimpanzés étudiées sur la question des nids, les individus montrent une plus grande utilisation de certaines espèces

d'arbres. Toutes les études n'ont pas un niveau d'habituation similaire, et beaucoup ont dû recourir à des recensements de nids le long de transect. Cette méthode, efficace en termes de quantité de nids collectés ne permet pas de distinguer les nids de jours et de nuits ni de connaitre les individus les construisant. Or, ces deux types de nids sont fonctionnellement différents et peuvent impliquer des espèces d'arbres différentes (Brownlow et al., 2001) ainsi que des caractéristiques différentes pour choisir les sites de nids, et la date exacte de construction n'est pas connue mais estimée. Par exemple, en journée quand il fait chaud on peut imaginer des chimpanzés construire des nids de jour bas à l'abri du soleil ou après une pluie, se positionner très haut dans les arbres pour sécher. D'autre part, les moustiques actifs la nuit ne sont pas présents, ce qui n'implique pas le même besoin de trouver des espèces d'arbres répulsives. L'étude des nids de jour n'était donc pas appropriée pour le type d'étude que nous avons mené, nous n'avons donc collecté que des nids de nuits fraîchement construits. L'effort d'échantillonnage joue aussi un rôle important dans la diversité et la fréquence d'utilisation des espèces. Ainsi, en doublant la durée de collecte et le nombre de nids de nuit observés, nous sommes passés de 42 espèces d'arbres utilisés, dont 10 représentent 80% des 1081 nids décrits en 2 ans, à 54 espèces d'arbres utilisées, dont 9 représentent plus de 80% des 2291 nids décrits en 5 ans. Ensuite, pour mesurer la sélectivité des espèces d'arbres, nous avons utilisé deux méthodes : l'une prenant en compte la présence des arbres dans l'habitat grâce à un recensement d'arbres effectués sur 79 parcelles avec une approche d'imagerie satellite par Sarah Bortolamiol (Bortolamiol et al., 2013), et l'autre prenant en compte la présence des arbres disponibles dans un rayon de 10 mètres autour de l'arbre choisi pour construire le nid. Le premier fournit une notion de préférence à l'échelle de l'habitat (donc sur un temps long) tandis que le second à l'échelle d'un site de nids (donc au moment de la construction du nid). Cependant, l'habitat n'est pas homogène et les espèces d'arbres ne sont pas distribuées uniformément sur le territoire des chimpanzés. De fait, le rang d'abondance des espèces d'arbres est différent pour une majorité d'entre elles entre les parcelles et les sites de nids. De plus, les chimpanzés semblent avoir une certaine sélectivité pour le site de nids selon certains critères comme l'altitude, la distance à un point d'eau ou la topographie (liste non exhaustive). Il est donc difficile de conclure si (i) les chimpanzés choisissent d'abord des sites de nids, et que ces sites de nids ont une composition particulière d'espèces d'arbres, ou (ii) s'ils choisissent d'abord des espèces d'arbres particulières, et que ces espèces se trouvent sur des sites qui ne sont pas représentatifs de l'habitat, ou encore (iii) qu'ils suivent des individus apparentés, avec lesquels ils ont des relations affiliatives ou coercitives (« mate guarding »). Sachant que dans le premier, il n'est

pas possible avec nos données de savoir si la composition des espèces d'arbres est une conséquence de la sélectivité du site ou fait partie des critères de sélection.

Dans tous les cas, il reste que plusieurs espèces sont privilégiées par rapport à d'autres au sein de la communauté, quelle que soit la période de collecte ou la méthode employée. C'est le cas pour *Diospyros abyssinica*, *Strombosia scheffleri*, *Vepris nobilis*, *Lepisanthes senegalensis* et *Turraeanthus africanus.* De plus, l'utilisation de ces espèces d'arbres pour les nids semble peu impactée par les conditions météorologiques, puisque les espèces les plus utilisées restent les mêmes entre la saison des pluies et la saison sèche. L'espèce d'arbre dans lequel les individus font leurs nids semble bien faire l'objet d'un choix. Nous n'avons exploré au cours de cette étude qu'une petite partie des caractéristiques qui peuvent orienter les choix, mais elles peuvent cependant fournir des pistes de réflexion.

b. Propriétés biochimiques expliquant partiellement la sélectivité, besoin d'études complémentaires

Un examen de nos connaissances sur 20 espèces d'arbres présentes dans l'habitat des chimpanzés a ouvert quelques premières pistes de réponses qui pourraient expliquer en partie la sélectivité des espèces d'arbres pour les nids. Tout d'abord, nous avons constaté que proportionnellement, les feuilles des dix espèces d'arbres les plus utilisées pour les nids (2017-2019) sont associées à plus d'usages ethnomédicaux et d'activités biologiques par rapport aux feuilles des dix espèces d'arbres communes dans l'habitat, mais non ou peu choisies pour les nids. Plus précisément, selon les registres ethnologiques, quatre espèces d'arbres-nids sont utilisées comme répulsifs, contre aucune des espèces d'arbres abondantes (*Eucalyptus grandis* (Mwine et al., 2011) ; *Olea welwitschii* (Karunamoorthi et al., 2009) ; *Croton megalocarpus* et *Vepris nobilis* (Wanzala et al., 2012)). Des propriétés répulsives/pesticides/larvicides *in vitro* contre divers insectes sont attribuées aux feuilles de trois espèces d'arbres-nids et à une espèce d'arbre abondante (*Diospyros abyssinica* (Diallo et al., 2001) ; *Eucalyptus grandis* (Alzogaray et al., 2011; Lucia et al., 2007; Lukwa et al., 2018; Musundire et al., 2015) ; *Turraeantheus africanus* (Oduro, 2003) ; *Alangium chinense* (Z. L. Liu et al., 2007)). L'activité antimicrobienne des feuilles ou de l'écorce a également été confirmée pour la majorité des espèces d'arbres étudiées. Aucune référence directe n'est faite aux propriétés sédatives ou aux utilisations pour induire le sommeil d'aucune espèce. Cependant quatre espèces d'arbres-nids et deux espèces d'arbres abondants montrent des utilisations pour traiter la douleur et/ou des

activités analgésiques liées à leurs feuilles et écorces qui peuvent indirectement favoriser le sommeil (*Croton megalocarpus* (Gichui, 2016)*; Diospyros abyssinica* (Otieno & Analo, 2012)*; Lepisanthes senegalensis* (Fall et al., 2009)*; Vepris nobilis* (Al-Rehaily, 2001; Al-Rehaily et al., 2001; Mascolo et al., 1988; Ombito et al., 2021; Yenesew & Dagne, 1988)*; Alangium chinense* (A. Itoh et al., 2000)*; Tabernaemontana pachysiphon* (Erhenhi & Obadoni, 2015; Ingkaninan et al., 1999; Uwumarongie et al., 2018)). Ainsi les chimpanzés pourraient choisir des espèces d'arbres dont les feuilles ou l'écorce peuvent contenir des composés d'intérêt biologique.

Ces conclusions nous ont encouragés à effectuer une analyse systématique des propriétés répulsives de ces 20 espèces d'arbres. L'objectif initial était de tester cette activité répulsive contre des moustiques et des tiques, mais malheureusement les quantités de feuilles n'étaient pas assez importantes pour effectuer l'ensemble de ces tests. En effet, nous étions limités par les feuilles que nous avions pu collecter avant l'épidémie de COVID-19 dans le cadre de la durée de cette thèse. Dans ce contexte, l'accent a été mis sur les propriétés répulsives des plantes pour les femelles du moustique africain, *Anopheles gambiae*. Les espèces d'arbres qui ont produit peu ou pas d'huile essentielle ont été considérées comme ayant une capacité aromatique faible ou nulle à repousser les moustiques. Des tests *in vitro* ont montré que les huiles essentielles de sept espèces d'arbres choisis pour les nids avaient des propriétés de répulsion spatiale dans au moins une concentration. Des propriétés similaires n'ont été trouvées que dans trois espèces d'arbres abondantes non choisies pour les chimpanzés.

Ces résultats contribuent en partie à soutenir l'idée que les chimpanzés pourraient choisir des espèces d'arbres afin d'éviter les piqûres de moustiques la nuit (Stewart, 2011a). Une étude pionnière sur le terrain avait également testé et trouvé des propriétés répulsives contre les arthropodes volants de l'espèce d'arbre la plus utilisée (>70%) par les chimpanzés de la communauté de Toro-Semliki en Ouganda : *Cynometra alexandri*, une espèce non présente à Sebitoli (Samson et al., 2013).

Notre étude est la première à faire une revue bibliographique complète des propriétés et des savoirs locaux concernant les plantes utilisées par les chimpanzés pour faire leurs nids. De plus, il s'agit de la première tentative de recherche des propriétés répulsives à la fois sur les espèces d'arbres choisies par les chimpanzés et sur un groupe témoin d'espèces d'arbres non sélectionnées pour les nids.

Toutefois, ces résultats prometteurs doivent être pris avec précaution. Tout d'abord, il est possible que les effets trouvés *in vitro* avec l'huile essentielle soient plus forts que les effets *in*

vivo des feuilles dans la forêt. D'autre part, cette étude n'a testé que l'activité des plantes contre une seule espèce de moustique. Or un produit peut être répulsif pour certaines espèces, mais moins ou pas efficace contre d'autres espèces (Amer & Mehlhorn, 2006). Les captures de moustiques à Sebitoli, réalisées après les tests de répulsion, montrent qu'*An. gambiae* n'est pas présente dans l'habitat des chimpanzés. Il est donc possible que les plantes soient moins efficaces contre les espèces présentes à Sebitoli. De plus, nous avons mesuré le pouvoir répulsif de l'huile essentielle et de l'hydrolat des plantes, mais il est possible qu'une plante soit répulsive par un canal non considéré. Enfin, ces expériences ont été menées sur des moustiques élevés en laboratoire qui sont dans des conditions différentes des populations naturelles, ce qui peut impacter leur comportement (Stanczyk et al., 2017). Les résultats préliminaires des captures de moustiques sur le terrain autour des espèces d'arbres sont d'ailleurs surprenants. Les espèces d'arbres où le plus de moustiques mâles et femelles, toutes espèces confondues, ont été capturées dans les pièges, sont les espèces d'arbres retrouvées comme répulsives en laboratoire. Il est possible que le fait de ne pas avoir froissé de feuilles afin de libérer les substances aromatiques (responsables de la répulsivité) pendant les nuits de collecte puisse expliquer ces résultats.

Les études sur les propriétés biochimiques des espèces d'arbres indiquent une première tendance : les chimpanzés pourraient choisir les espèces d'arbres en partie pour des raisons de 'confort chimique', c'est-à-dire des espèces d'arbres qui permettent d'éviter les insectes volants en général. On suppose que les chimpanzés ne distinguent pas les espèces et cherchent surtout à éviter les piqûres et peut-être également. Dans un second temps, il est possible qu'ils choisissent aussi des espèces d'arbres afin d'éviter les tiques, les parasites et les pathogènes ou pour faciliter le sommeil, mais ces hypothèses nécessitent une étude plus approfondie. La sélectivité de plantes médicinales lors de la construction des nids pourrait être considérée comme un comportement prophylactique potentiel et donc une forme d'automédication chez les chimpanzés. Toutefois, tous les arbres choisis pour faire les nids n'ont pas (encore) des propriétés biologiques reconnues et d'autres facteurs jouent probablement un rôle dans la sélectivité.

c. Propriétés mécaniques expliquant la majorité de la sélectivité

Notre étude sur les propriétés mécaniques des 20 espèces d'arbres suggère que leurs propriétés mécaniques peuvent expliquer la majorité de la sélectivité observée. Ainsi toutes les espèces choisies par les chimpanzés pour construire leurs nids ont des unités foliaires de taille moyenne et de forme allongée. D'autre part, les unités foliaires choisies sont relativement plus petites, la densité foliaire relativement élevée et les diamètres des branches plus petites et cassantes que ce qui est trouvé dans l'habitat. Il est intéressant de noter que les chimpanzés ont déjà prouvé qu'ils pouvaient tenir compte de plusieurs propriétés physiques lorsqu'ils choisissent des matériaux dans d'autres comportements comme le cassage de noix à Taï (Sirianni et al., 2015). Il est d'ailleurs possible que d'autres critères mécaniques non mesurés rentrent en compte dans cette sélectivité, comme par exemple, la douceur de la feuille (Baldwin, 1979).

Ces résultats dans l'ensemble confortent les travaux de Samson et Hunt (2014) qui ont travaillé sur la communauté de Toro-Semliki en Ouganda et ont trouvé aussi des critères mécaniques déterminant dans la sélectivité des espèces d'arbres. Cependant quelques nuances existent. En effet, les sélectivités des deux communautés sont différentes : une espèce *Cynometra alexandri* représente 70% des nids contre une dizaine à Sebitoli. Le jeu de données est donc différent : les auteurs comparent les caractéristiques mécaniques de l'espèce d'arbre principale avec six autres espèces moins utilisées pour les nids et une espèce abondante et non utilisée. Les résultats distinguent nettement *Cynometra alexandri* de toutes les autres avec une importante densité foliaire et une plus grande force de rupture relative, et permettent d'expliquer le choix que d'une seule espèce. La méthode mesurant la rigidité des branches est certes un peu différente, mais dans notre étude, ce critère avec de fortes variations entre espèces d'arbres n'est significativement pas discriminant. Il s'agit du critère biomécanique combiné de la forme des unités foliaires qui est la caractéristique la plus discriminante pour expliquer la sélectivité des dix espèces les plus utilisées à Sebitoli. En effet, pris séparément, la taille et la forme n'expliquent pas aussi bien la sélectivité, c'est combiné qu'ils deviennent le plus explicatifs. Ainsi ce critère double met en évidence la capacité des chimpanzés à prendre en compte la taille et la forme dans leur prise de décision, une capacité déjà démontrée dans leur comportement de préhension (Pouydebat et al., 2011) similaire à la forme considérée par les orangs-outans (Borel et al., 2016). Il apparaît donc que pour les chimpanzés de Sebitoli, l'agencement du feuillage est important afin d'offrir potentiellement un matelas dense grâce à des feuilles petites et serrées et de préférence allongées.

En conclusion, le confort semble être un élément déterminant dans la sélectivité des espèces d'arbres par les chimpanzés. Toutefois, cette notion de confort peut être mesurée à travers différents critères biomécaniques, voire chimiques. A Sebitoli, les espèces d'arbres sélectionnées sont principalement confortables mécaniquement et certaines possèdent également des propriétés répulsives. En outre, le confort biomécanique peut aussi s'exprimer de manière différente : avec la couche de feuillage pour Sebitoli et la rigidité pour Toro-Semliki. Il est important de rappeler que les chimpanzés effectuent un choix par rapport à ceux qui sont disponibles dans leur environnement. Il existe donc potentiellement une grande influence de l'habitat. Il est donc essentiel d'effectuer des études additionnelles dans des environnements différents.

III) Sélectivité des espèces d'arbres : écologique ou culturelle ?

a. Apprentissage du comportement de construction de nid chez les chimpanzés

La capacité à construire un nid chez les chimpanzés est une compétence partiellement apprise, bien qu'une notion d'aptitude innée soit présente (Videan, 2006a). En effet, de nombreux individus nés en captivité rassemblent des matériaux pour dormir, mais seuls les individus nés à l'état sauvage et ayant une expérience appropriée construisent des nids complets et complexes (Videan, 2006a). Ainsi, la construction de nids complexes semble être acquise par l'expérience et la pratique précoce avant le sevrage. En parallèle, il a aussi été proposé que cet apprentissage puisse se faire par essais et erreurs (Fruth, 1995 cité dans Stewart, 2011b). Dans l'ensemble, l'incertitude demeure quant à la contribution relative de l'apprentissage social par observation par rapport à la pratique par essais et erreurs. Les rares études s'y étant intéressées comparent la complexité, la taille et la forme du nid, mais le répertoire des espèces d'arbres n'est pas considéré (Samson, 2012; Stewart, 2011b).

Si l'on considère d'autres constructions matérielles, comme certains outils qui ont été particulièrement bien étudiés chez les chimpanzés sauvages, l'imitation et la pratique jouent un rôle essentiel (Biro et al., 2006; Boesch, 1995; Nishida et al., 1983; Whiten et al., 1999), notamment dans le choix des matériaux. Par exemple, les chimpanzés de Kasoge en Tanzanie sont sélectifs dans les espèces de branches utilisées pour collecter des fourmis arboricoles (Nishida, 1972), ou chez les chimpanzés de Taï, qui sont sélectifs dans les propriétés des pierres utilisées comme marteau lors du cassage de noix (Sirianni et al., 2015). Nous pouvons donc aussi envisager la sélectivité des espèces d'arbres comme équivalente à la sélectivité des matériaux pour les outils, puis envisager son apprentissage et sa transmission.

Il serait intéressant d'utiliser (comme initialement prévu) un scanner 3D pour caractériser la structure d'un nid et identifier si possible une signature structurelle caractéristique d'un individu, de sa matriligne et d'une espèce d'arbre.

On a quantifié une proximité dans les répertoires des espèces d'arbres les plus utilisées entre les individus apparentés (mères, enfants, frères et sœurs). Ainsi, le répertoire des espèces d'arbres à Sebitoli semble être transmis par un apprentissage social vertical à partir de modèles maternels. Au début, le bébé dort dans le nid construit par sa mère (Fruth & Hohmann, 1996).

Puis, autour de la période de sevrage, vers trois ans, il commence à construire son propre nid, à proximité et souvent dans le même arbre que sa mère (Goodall, 1962). C'est probablement à cette période-là que le répertoire d'espèces d'arbres commence à se former. En grandissant, les individus à Sebitoli continuent régulièrement de dormir dans le même arbre qu'un individu apparenté, ce qui renforce la similarité de leurs répertoires d'espèces d'arbres. Toutefois, ces répertoires même similaires ne sont pas identiques, et il est possible que ces individus qui sont sociaux imitent également les choix d'espèces d'arbres des autres membres de la communauté. En effet, nous avons aussi observé que les espèces les plus choisies sont identiques pour les différentes catégories de sexe et d'âge, et qu'il existe une certaine homogénéité dans la sélectivité des espèces d'arbres choisis pour faire le nid au niveau de la communauté. Nous pouvons donc penser qu'il y a également un apprentissage social oblique à partir d'autres individus de la communauté qui peut être à l'origine de normes spécifiques à la population (Biro et al., 2003). Nous n'avons pas pu encore analyser la fréquence d'associations des individus entre eux, il est donc difficile de mesurer la part de l'apprentissage social horizontal entre individus qui se fréquentent le plus.

L'apprentissage social, même si majoritaire, n'exclut pas la capacité à continuer d'apprendre avec la pratique par essais et erreurs. En effet, il demeure quelques différences entre les répertoires, surtout pour les espèces les moins fréquemment utilisées. Il est possible que certains individus construisent des nids dans des espèces inhabituelles pour la communauté et apprennent par essais et erreurs les propriétés des espèces présentes sur leur territoire. Si l'espèce d'arbre est considérée comme confortable (mécaniquement et même chimiquement), il est envisageable que son utilisation puisse se répandre au sein de la communauté comme pour certains nouveaux comportements (Boesch, 1995).

b. Comparaison avec la sélectivité d'autres communautés de chimpanzés

Comme pour tout comportement appris, il faut s'attendre à des variations dans des populations distinctes en raison de l'effet de dérive ou des différences d'habitat. Certains comportements d'utilisation d'outils, par exemple, sont influencés par les conditions environnementales, mais ne sont pas entièrement expliqués par celles-ci (Schöning et al., 2008). Par exemple, dans des habitats équivalents, des similitudes pourraient être observées et refléter une résolution convergente des problèmes. L'étude des variations comportementales des chimpanzés à travers l'Afrique reposait initialement sur l'exclusion des facteurs génétiques ou

environnementaux des analyses (Whiten et al., 1999), ce qui ne permettait pas de prendre en compte les comportements transmis socialement et influencés par l'environnement (Laland & Janik, 2006). En outre, l'étude reposait sur la présence ou l'absence d'un comportement et n'incluait donc pas la construction de nids considérée comme universelle (Whiten et al., 1999). Depuis, des études ont commencé à examiner la variation d'une manière plus nuancée dans le cadre d'un modèle comportemental. Par exemple, van Schaik et ses collègues (2003) ont trouvé que les vocalisations des orangs-outans faites au moment de la construction de nid étaient des variantes culturelles possibles. En parallèle, Schöning et ses collègues (2008) ont suggéré que la pêche des fourmis n'était pas déterminée par une variation génétique ou environnementale, mais était très probablement socioculturelle. Une analyse détaillée des techniques de construction de nids pourrait indiquer une possible variation socioculturelle similaire.

La construction de nids a rarement été étudiée en tant que forme de tradition pouvant participer à une culture matérielle (Fruth & Hohmann, 1996). Il est difficile de la déterminer en raison de la grande variation des structures au sein des sites et de la complexité des structures (comparé à un outil de pêche des fourmis, par exemple). Par exemple, Koops et ses collègues (2007) ont suggéré que la construction de nids au sol ou non par certaines communautés pourrait être une forme de tradition puisqu'en partie sociale même si elle est influencée de manière proximale par des conditions écologiques telles que la pression de prédation, les matériaux disponibles ou les conditions climatiques. Si les descriptions détaillées des techniques de construction sont rares chez les chimpanzés (Llorente Caño, 2003; Samson, 2012; Stewart, 2011b), les descriptions des répertoires sont par contre nombreuses (voir Tableau 1-7).

Dans le cas du répertoire des espèces d'arbres utilisées pour construire un nid, il peut y avoir à la fois une contrainte écologique (disponibilité d'espèces d'arbres confortables dans l'habitat) et une contrainte potentiellement culturelle (individus d'une communauté ayant testé certaines espèces d'arbres et ayant été imités : des espèces d'arbres deviennent utilisées au niveau de la communauté et d'autres non ; ces espèces pouvant varier d'une communauté à l'autre). La comparaison des espèces d'arbres sélectionnées par les individus de Sebitoli à d'autres communautés de chimpanzés peut mettre en lumière les composantes culturelles et écologiques potentielles de la sélectivité des espèces d'arbres, et peut-être les lier aux propriétés de confort. Cependant, les propriétés mécaniques et biologiques de la plupart des espèces n'ont pas été testées sur les autres sites. Nous pouvons toutefois regarder les répertoires des communautés dans des habitats similaires à Sebitoli afin d'appréhender les similitudes et les différences potentielles.

Le meilleur exemple repose donc sur la comparaison avec les espèces d'arbres choisies par une communauté voisine, celle de Kanyawara dont le centre se trouve à une quinzaine de kilomètres au Sud de Sebitoli (Llorente Caño, 2003) et jouxtant celle de Sebitoli. L'étude portant sur 937 nids de nuit, montre que les chimpanzés y utilisent également *Diospyros abyssinica, Vepris nobilis, Celtis gomphophylla, Strombosia scheffleri, Olea welwitchii* et *Noronhia africana* (Tableau 0-3).

Tableau 0-3 Liste des espèces d'arbres le plus utilisées à Kanayawara par rapport à Sebitoli.

Espèce d'arbre	**Kanyawara**	**Sebitoli**
Uvaríopsis congensis	17,8 %	0,33 %
Diospyros abyssinica	15,8 %	25,33 %
Albizia sp.	13,7 %	0,87 %
Vepris nobilis	9,5 %	6,07 %
Celtis africana	6,7 %	0,22 %
Celtis gomphophylla	5,3 %	3,80 %
Strombosia schefflerí	5,0 %	15,62 %
Olea welwitchii	3,0 %	1,89 %
Trilepisium madagascariense	3,4 %	0,49 %
Noronhia africana	2,0 %	1,52 %

Ils utilisent *Albizia sp.*, dont nous n'avons pas mesuré les propriétés, mais n'utilisent pas *Lepisanthes senegalensis*, pourtant présent dans leur habitat. Ils utilisent une espèce qui est abondante à Sebitoli et non choisie : *Trilepisium madagascariense*, une espèce que nous avons testée et qui a une densité foliaire élevée, une forme d'unité foliaire relativement petite et allongée, mais sans propriétés répulsives associées. Plus intéressant encore, l'espèce la plus utilisée est *Uvariopsis congensis*, une espèce très peu choisie par les chimpanzés de Sebitoli (Tableau 0-3). Cette espèce que nous avons étudiée possède une forte densité foliaire et son huile essentielle a démontré des propriétés répulsives, deux critères apportant un confort mécanique et chimique. Cependant, elle a des feuilles allongées, mais relativement plus petites que les autres espèces choisies par les chimpanzés de Sebitoli. Sa présence sur les sites de nids est très faible par rapport à sa présence sur les parcelles (Bortolamiol et al., 2013), mais les très rares fois où cette espèce était présente sur un site de nid, elle était choisie. Il n'est pas clair si cette espèce a été surestimée par le biais du choix des parcelles ou si les chimpanzés de Sebitoli ont une forte sélectivité sur des sites de nids qui n'ont pas cette espèce. La végétation entre Kanyawara et Sebitoli malgré leur proximité peut aussi légèrement varier, d'après les parcelles recensées à Kanyawara, il n'y a pas de *Thurraenthus africanus* ou de *Croton megalocarpus* par exemple. Encore plus intéressante est la présence de *Celtis africana* dans les espèces les plus utilisées à Kanyawara, une espèce répondant à tous les critères de confort dans notre étude et

pourtant très peu choisie (Tableau 0-3) : conformation moyenne et allongée des unités foliaires et forte densité foliaire, ainsi que des propriétés répulsives. Le répertoire de Kanyawara, comme celui de Sebitoli, semble indiquer que les espèces choisies pour construire les nids sont des espèces confortables principalement mécaniquement (où la densité foliaire semble être même plus importante que la forme de l'unité foliaire qui est allongée et de taille petite à moyenne) et chimiquement dans un second temps. En outre, nos résultats indiquent aussi un potentiel de trait culturel pour le répertoire des chimpanzés, car plusieurs plantes abondantes dans les deux environnements et possédant des propriétés intéressantes sont utilisées par une communauté mais pas par une autre. Des études complémentaires sur les propriétés des espèces d'arbres utilisées et non utilisées dans d'autres communautés avec un habitat similaire sont nécessaires pour confirmer ces premiers résultats.

Il est intéressant de mentionner le cas particulier de la jeune femelle adulte SA (apparentée à aucun individu de Sebitoli testé): c'est la seule de nos individus dont *D. abyssinica* n'apparaît pas dans son top 3 des espèces d'arbres et utilise préférentiellement une espèce d'*Albizia*. Or on sait que chez les chimpanzés, ce sont les femelles qui migrent d'une communauté à l'autre (Goodall, 1986), on peut imaginer qu'elle pourrait venir d'une communauté favorisant les espèces d'*Albizia* (comme Kanyawara par exemple). Il serait intéressant d'étudier l'évolution dans le temps des répertoires de tous les individus d'une communauté en fonction de l'arrivée de nouvelles femelles.

c. Comparaison avec les nids d'autres grands singes

La construction de nids est omniprésente chez tous les grands singes, dans toutes les populations étudiées, et des comparaisons préliminaires suggèrent une grande similarité dans la construction entre les espèces même si des différences inter populationnelles existent (Fruth & Hohmann, 1994, 1996). Ces différences intraspécifiques peuvent indiquer l'étendue de l'adaptation écologique comme on a pu le voir chez les chimpanzés, mais compte tenu de la variété des habitats des grands singes et des différences d'organisation sociale et de régime alimentaire, la construction de nids semble être étonnamment uniforme au niveau interspécifique. Il est donc possible d'envisager les questions que nous nous sommes posées pendant cette thèse chez les autres grands singes.

Tout d'abord, les sept espèces construisent des nids de jour et de nuit, seuls quelques mâles orangs-outans et gorilles passent occasionnellement la nuit sans nid. Le processus de construction est similaire chez *Pan* et *Pongo,* ainsi : les orangs-outans et les bonobos commencent eux aussi leurs constructions arboricoles en préparant une fondation de branches d'arbres plus solides, en entrelaçant les branches à des degrés divers et ils complètent la structure en pliant la plupart des petites brindilles en cercle sur le rebord et pour le revêtement (Fruth & Hohmann, 1993; Mackinnon, 1974). Par contre, chez les gorilles, qui établissent plus souvent des nids terrestres, ils rassemblent principalement des matériaux herbacés en tirant, pliant et cassant les tiges pour les disposer autour et sous leur corps, se concentrant plus sur le pourtour que la fondation (Schaller, 1963). Le moment de l'utilisation est le même pour toutes les espèces, du crépuscule à l'aube (Fruth & Hohmann, 1996).

En ce qui concerne la sélectivité des plantes lors de la construction des nids, on observe là encore une différence avec les gorilles. En effet, il y a une sélectivité des espèces d'arbres chez les rares orangs-outans de Bornéo (Mackinnon, 1974) et bonobos étudiés (Fruth & Hohmann, 1996), mais la question divise chez les gorilles où certains gorilles de l'Ouest apparaissent sélectifs et utilisent majoritairement certaines plantes (Groves & Sabater Pi, 1985; Tutin et al., 1995) et d'autres gorilles de l'Ouest, de l'Est et des montagnes sont plus opportunistes (Fruth & Hohmann, 1996) et semblent utiliser «les plantes qui se trouvent sous la main à l'approche de la nuit » (p.293 Casimir, 1979). Même si la question a été moins traitée chez les autres grands singes, il est probable que les bonobos très proches phylogénétiquement des chimpanzés favorisent eux aussi des espèces confortables (mécaniquement et chimiquement). En ce qui concerne les orangs-outangs, la stratégie peut être un peu différente, en effet ils ont été observés chercher des branches spécifiques d'autres espèces pour l'ajouter à leur nid, et pour une population, une espèce ajoutée en particulier avait des propriétés répulsives (Largo, 2009). En outre, ils ont montré des compétences à structurer les branches de leur nid afin d'offrir un matelas confortable (van Casteren et al., 2012). Ainsi, il est possible d'envisager que les orangs-outangs choisissent les espèces d'arbres pour la structure principale de leur nid en fonction de propriétés biomécaniques, et que les propriétés répulsives soient obtenues par un ajout de branches. La notion est plus difficile à déterminer chez les gorilles en ce qui concerne leurs nids au sol où de nouvelles méthodes devront être envisagées pour déterminer les propriétés biomécaniques.

Chez toutes les espèces, la construction de nids de jour par les immatures atteint un pic après quelques années (Fruth & Hohmann, 1996). Les bonobos immatures s'entraînent à

construire des nids pendant la journée avant même de commencer à construire des nids de nuit, et leurs compétences de construction s'améliorent avec le temps (Fruth & Hohmann, 1993). Les enfants non sevrés des orangs-outans et des gorilles construisent leurs propres nids de nuit légèrement plus tôt que les chimpanzés et les bonobos (Fruth & Hohmann, 1996). Nous manquons encore de données pour savoir si la transmission d'un éventuel répertoire de plantes pour construire un nid existe chez les autres espèces. Des études complémentaires pourraient étudier la question des préférences individuelles chez les autres grands singes.

IV) Perspectives appliquées et fondamentales de cette thèse

a. Identification des vecteurs à Sebitoli, risque possible pour la faune et les humains

Notre étude a également porté sur la présence de deux types de vecteurs présents dans l'habitat forestier de Sebitoli : les moustiques et les tiques. Ils peuvent représenter une nuisance et même un risque possible avec les agents pathogènes qu'ils peuvent transmettre à la faune locale et aux humains travaillant dans la forêt ou potentiellement à ceux vivant à proximité du parc. Les maladies à transmission vectorielle sont responsables de plus de 17% des maladies infectieuses chez l'homme, et provoquent plus d'un million de décès dans le monde chaque année d'après l'Organisation Mondiale de la Santé (2017). Le risque pour les populations non-humaines reste difficile à estimer. Par exemple, les grands-singes peuvent être infectés par certaines souches de paludisme sans développer de signes cliniques clairs (Hayakawa et al., 2009; Herbert et al., 2015).

A Sebitoli, nous avons trouvé une forte présence de moustiques en général par rapport à des études similaires dans le sud du Parc il y a dix ans (Krief et al., 2012). Notre étude s'est concentrée particulièrement sur le groupe des *Anopheles*, dont plusieurs espèces sont des vecteurs potentiels du paludisme (Cohuet et al., 2010). Par contre, nos pièges ont capturé peu de moustiques anophèles femelles, et il s'agissait quasi exclusivement d'*An. implexus*, une espèce forestière qui n'est pas reconnue comme vecteur du paludisme (Krief et al., 2012; McCrae et al., 1976). Un seul moustique femelle d'*An ziemanni* a été capturé. Une espèce zoophile, dont la capacité à être vecteur du paludisme n'est dans l'ensemble pas reconnue

(Sevenet & Andarelli, 1956) même si une étude au Cameroun mentionne pour la première fois une grande anthropophilie (Tabue et al., 2014). En conclusion, il apparait peu probable qu'un moustique dans la forêt de Sebitoli puisse transmettre le paludisme aux humains, mais la possibilité reste pour les animaux. Une étude des pathogènes présents chez les moustiques collectés serait nécessaire pour évaluer ce risque. En outre, il n'y a pas que le paludisme, de nombreuses autres maladies peuvent être transmises par d'autres familles de moustiques comme les *Aedes* qui peuvent être vecteurs de la dengue, du chikungunya, de la fièvre jaune et du virus Zika (Whiteman et al., 2020), les *Culex* qui peuvent être vecteurs du Virus du Nil Occidental (Turell, 2012). Notre étude est préliminaire et une collecte plus approfondie avec une identification de l'ensemble des espèces présentes ainsi que des pathogènes qu'ils transportent offrirait de meilleures réponses au risque que les moustiques représentent à la fois sur les humains et les espèces non-humaines.

En parallèle, nous avons pu mener une étude plus complète sur la présence des tiques et de leurs agents pathogènes dans l'habitat forestier de Sebitoli. Nous avons pu identifier sept espèces de tiques, dont cinq peuvent mordre occasionnellement les humains, y compris une espèce potentielle d'*Amblyomma* qui pourrait entrer dans le nez des chimpanzés et des chercheurs visitant le parc (Aronsen & Robbins, 2008; Hamer et al., 2013; Walton, 1960). D'ailleurs, de nombreuses tiques ont été retrouvées dans le nez des membres du projet au fil des années, malheureusement aucune n'a été trouvée pendant la période de collecte. Pour la première fois, un *A. tholloni* a été retrouvé dans le nid d'un chimpanzé, ce qui suggère qu'il pourrait être un hôte. En parallèle, une approche du métabarcodage bactérien a permis d'identifier six grandes familles de pathogènes présentes dans les tiques collectées : des piroplasmes (*Babesia sp*. et *Theileria sp*.) et des bactéries pathogènes (*Borrelia* sp., *Cryptoplasma* sp., *Ehrlichia* sp., et *Rickettsia* sp). L'*A. tholloni* collecté dans le nid du chimpanzé était infecté par un pathogène du genre *Rickettsia*. Autour de l'arbre nid, sur le sol, il y a des risques potentiels de rencontrer *Ixodes rasus* s.l., *A. tholloni* et *Haemaphysalis parmata* qui peuvent être infectés par *Rickettsia* sp. et *Cryptoplasma* sp. Toutes les souches de pathogènes trouvées sont « nouvelles », mais similaires aux souches référencées. Par exemple, la *Rickettsia* d'*A. paulopunctatum* est étroitement liée à *R. parkeri*, agent étiologique d'une rickettsiose humaine avec lésions cutanées et lymphadénite ; les autres souches de *Rickettsia* peuvent être non pathogènes (Bonnet et al., 2017; Darby et al., 2007); la souche de *Theileria* d'*A. tholloni* et la souche de *Borrelia* d'*H. parmata* pourraient être spécifiques aux ruminants. Les exactes capacités de transmission de ces souches pathogènes sur les différents hôtes

présents dans la forêt de Sebitoli restent à élucider ainsi que les effets potentiellement pathologiques qui pourraient se manifester. D'autres collections de tiques peuvent être envisagées en se focalisant sur les zones de la végétation après un épouillage. Des observations du comportement d'épouillage en général pourraient être menées pour identifier le nombre de tiques trouvées et sur quelle partie du corps pendant les épisodes de grattages, d'épouillages solitaires et sociaux. En ce qui concerne les humains, il serait intéressant de collecter le sang des personnes travaillant dans le parc et à proximité pour évaluer la présence de certains de ces pathogènes et les éventuels symptômes cliniques associés.

b. Intégration dans le mouvement de la bio-inspiration et des solutions fondées sur la nature : découverte d'huiles essentielles prometteuses pour les humains

Potentiellement en réponse à ces nombreux vecteurs d'agents pathogènes, les chimpanzés de Sebitoli choisissent régulièrement des espèces d'arbres aux propriétés répulsives pour construire leurs nids. Nous pouvons nous inspirer de leurs connaissances afin de trouver des substances d'origine naturelle permettant de protéger les humains des moustiques (et des tiques). Le développement d'approches alternatives et naturelles avec des huiles essentielles dans la gestion des ectoparasites est pertinent face aux effets indésirables de certains acaricides chimiques (Fang et al., 2016). En outre, certains moustiques montrent des résistances aux biocides chimiques qui impactent même la répulsivité des produits répulsifs (Deletre et al., 2019). Plusieurs études ont testé la répulsivité contre plusieurs nuisibles d'un certain nombre d'huiles essentielles, mais elles utilisent des plantes déjà connues et disponibles (Barnard & Xue, 2004; Bissinger & Roe, 2010; Deletre et al., 2013; Fang et al., 2016; Shapiro, 2012). Notre étude propose de s'inspirer du comportement de nos plus proches parents pour cibler de nouvelles plantes encore peu ou pas testées. Cette méthode offre un gain de temps énorme : ainsi au lieu de tester des centaines de plantes, on effectue un pré-tri et on réduit les candidats possibles en s'appuyant sur l'observation des chimpanzés. Les huiles essentielles des feuilles des arbres-nids *Diospyros abyssinica, Vepris nobilis, Lepisanthes sengalensis, Thurraeanthus africanus, Croton megalocarpus, Eucalyptus grandis* et *Noronhia africana*, ainsi que des arbres abondants *Uvariopsis congensis, Celtis africana* et *Carapa grandiflora* ont montré des propriétés de répulsion spatiale, d'irritabilité et sans toxicité vis-à-vis des moustiques. Ainsi, ces huiles essentielles pourraient être envisagées dans la confection de produits répulsifs, et non

insecticides. Des études sur d'autres espèces de moustiques et d'ectoparasites sont évidemment nécessaires, ainsi que des tests d'irritabilité et de toxicité sur la peau humaine. De futures analyses vont se concentrer sur l'identification des possibles composés responsables des activités observées, un travail s'intégrant dans le criblage des extraits de plantes pour la découverte de nouvelles molécules actives (Gueritte et al., 2011). Cette étude illustre comment la bio-inspiration à travers la collaboration d'entreprises privées et de laboratoires publics peut répondre à des défis qui peuvent profiter à la fois aux entreprises, à la recherche sur les animaux et les humains, et aux populations locales et des pays industrialisés.
Il serait aussi envisageable de tester les propriétés sédatives de ces plantes, car il pourrait s'agir d'une propriété qu'un chimpanzé peut rechercher dans une plante qui compose son nid afin de faciliter son sommeil.

Cette étude contribue à l'idée que la zoopharmacognosie pourrait être le point de départ d'études bénéficiant aussi aux humains, ce qui s'inscrit dans une vision « *Une Santé* » (santé des humains, des animaux et de l'environnement). Cette stratégie de bio-inspiration des humains à partir des animaux a déjà été mise en œuvre par des communautés humaines à travers le monde. Par exemple, les Batooro, un peuple de la forêt voisin des chimpanzés depuis des siècles dans le parc de Kibale en Ouganda, ont admis avoir copié et emprunté aux chimpanzés certains comportements et usages médicinaux (Brunois-Pasina & Krief, 2021). De même, au Vietnam, les soigneurs d'éléphants semblent avoir développé des connaissances médicinales inspirées du comportement d'automédication des éléphants (Dubost et al., 2019).

c. Perspectives pour les villageois voisins du parc

Dans le but de valoriser ces plantes ougandaises, nous avons effectué une première visite dans tous les villages voisins du parc afin d'évaluer la présence de ces espèces d'arbres en dehors de la zone protégée du parc. Malheureusement, la plupart des villages avaient procédé à des coupes massives de leurs bois communaux. Ainsi, nous avons trouvé peu d'espèces intéressantes à l'exception de l'espèce largement plantée dans la région pour son bois, l'eucalyptus. C'est pourquoi nous avons décidé, au sein du Sebitoli Chimpanzee Project, d'initier une pépinière de certaines des espèces d'arbres indigènes aux propriétés répulsives. Leur croissance sera suivie dans différentes conditions d'exposition à la lumière et d'irrigation afin de déterminer les conditions les plus optimales. Le soin des plants sera ensuite intégré dans un programme avec les écoles en partenariat avec le Sebitoli Chimpanzee Project depuis

plusieurs années. Les plants seront donnés aux familles des écoliers et aux villages voisins du parc afin de (i) potentiellement éloigner les moustiques des maisons, (ii) fournir de l'ombre pour les cultures dans un système agroforestier, (iii) améliorer la biodiversité avec des espèces locales dans les villages. Si des produits sont envisagés, ils pourront également vendre leurs feuilles pour de l'huile essentielle. Cela pourra fournir un revenu supplémentaire aux villageois, ce qui pourrait, espérons-le, réduire indirectement la pression de braconnage qui existe dans la région. Cette étude accentue également l'idée qu'il faut intégrer dans la conservation des chimpanzés, ces espèces d'arbres qu'ils utilisent dans les zones protégées et qui subissent encore des coupes illégales.

BIBLIOGRAPHIE

Abwe, E. E. & Morgan, B. J. (2008). The Ebo forest: four years of preliminary research and conservation of the Nigeria-Cameroon chimpanzee (*Pan troglodytes vellerosus*). *Pan Africa News, 15*(2), 26–29. https://doi.org/10.5134/143494

Adungo, N. I. (1993). *Factors affecting malaria transmission by vector mosquito populations in Western Kenya, with special reference to altitude*. University of Nairobi.

Al-Rehaily, A. J. (2001). Chemical and biological evaluation of essential oil of *Teclea nobilis* leaf. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, *4*(2), 166–168.

Al-Rehaily, A. J., El-Tahir, K. E. H., Mossa, J. S. & Rafatullah, S. (2001). Pharmacological studies of various extracts and the major constituent, lupeol, obtained from hexane extract of *Teclea nobilis* in rodents. *Natural Product Sciences*, *7*(3), 76–82.

Alemu, A., Abebe, G., Tsegaye, W. & Golassa, L. (2011). Climatic variables and malaria transmission dynamics in Jimma town, South West Ethiopia. *Parasites & Vectors*, *4*(1), 30.

Alfaro, J. W. L., Matthews, L., Boyette, A. H., Macfarlan, S. J., Phillips, K. A., Falotico, T., Ottoni, A., Verderane, M., Izar, P., Schulte, M., Melin, A., Fedigan, L., Janson, C. & Alfaro, M. E. (2012). Anointing variation across wild capuchin popultions : a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *Almerican Journal of Primatology*, *74*, 299–314. https://doi.org/10.1002/ajp.20971

Alzogaray, R. A., Lucia, A., Zerba, E. N. & Masuh, H. M. (2011). Insecticidal activity of essential oils from eleven Eucalyptus spp. and two hybrids: lethal and sublethal effects of their major components on *Blattella germanica*. *Journal of Economic Entomology*, *104*(2), 595–600. https://doi.org/10.1603/ec10045

Amer, A. & Mehlhorn, H. (2006). Repellency effect of forty-one essential oils against *Aedes, Anopheles*, and *Culex* mosquitoes. *Parasitology Research*, *99*(4), 478–490. https://doi.org/10.1007/s00436-006-0184-1

Anderson, D. P., Nordheim, E. V, Boesch, C. & Moermond, T. C. (2002). Factors influencing fission-fusion grouping in chimpanzees in the Taï National Park, Côte d'Ivoire. In *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos* (pp. 90–101).

Anderson, J. R. (1984). Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. In *Advances in the study of behavior* (Vol. 14, pp. 165–229).

Anderson, J. R. (1998). Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *American Journal of Primatology*, *46*(1), 63–75. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:1<63::AID-AJP5>3.0.CO;2-T

Anderson, J. R. (2000). Sleep-related behavioural adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Medicine Reviews*, *4*(4), 355–373. https://doi.org/10.1053/smrv.2000.0105

Anderson, J. R. (2018). Chimpanzees and death. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(1754), 20170257. https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0257

Anderson, J. R., Wlliamson, E. A. & Carter, J. (1983). Chimpanzees of Sapo forest, Liberia: density, nests, tools and meat-eating. *Primates*, *24*(4), 594–601.

Apanaskevich, D. A., Oliver, J. H., Sonenshine, D. E. & Roe, R. M. (2013). Life cycles and natural history of ticks. *Biology of Ticks*, *1*, 59–73.

Aronsen, G. P. & Robbins, R. G. (2008). An instance of tick feeding to repletion inside a human nostril. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, *49*(2), 245–248.

Ayala, D., Costantini, C., Ose, K., Kamdem, G. C., Antonio-Nkondjio, C., Agbor, J., Awono-Ambene, P., Fontenille, D. & Simard, F. (2009). Habitat suitability and ecological niche

profile of major malaria vectors in Cameroon. *Malaria Journal*, *8*(1), 307. https://doi.org/10.1186/1475-2875-8-307

Badji, L., Ndiaye, P. I., Lindshield, S. M., Ba, C. T. & Pruetz, J. D. (2018). Savanna chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) nesting ecology at Bagnomba (Kedougou, Senegal). *Primates*, *59*(3), 235–241. https://doi.org/10.1007/s10329-017-0647-2

Baker, M. (1996). Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, *38*, 263–270.

Baldwin, P. J. (1979). *The natural history of the chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal*. University of Stirling.

Baldwin, P. J., McGrew, W. C. & Tutin, C. E. G. (1982). Wide-ranging chimpanzees at Mt. Assirik, Senegal. *International Journal of Primatology*, *3*(4), 367–385.

Baldwin, P. J., Sabater Pi, J., Mcgrew, W. C. & Tutin, C. E. G. (1981). Comparisons of nests made by different populations of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates*, *22*(4), 474–486.

Barca, B., Turay, B. S., Kanneh, B. A. & Tayleur, C. (2018). Nest ecology and conservation of western chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Gola Rainforest National Park, Sierra Leone. *Primate Conservation*, *32*(1), 133–139.

Barnard, D. R. & Xue, R.-D. (2004). Laboratory evaluation of mosquito repellents against Aedes albopictus, Culex nigripalpus, and Ochlerotatus triseriatus (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, *41*(4), 726–730.

Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C. & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, *68*(3), 255–278. https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001

Basabose, A. K. & Yamagiwa, J. (2002). Factors affecting nesting site choice in chimpanzees at Tshibati, Kahuzi-Biega National Park: influence of sympatric gorillas. *International Journal of Primatology*, *23*(2), 263–282.

Bates, M. (1944). Observations on the distribution of diurnal mosquitoes in a tropical forest. *Ecology*, *25*(2), 159–170.

Baviskar, B. S., Gawande, P. J., Jayraw, A. K., Maske, D. K. & Raut, S. S. (2009). A note on occurrence of Ehrlichia infection in a Langur (Semnopithecus sp.) from Nagpur, Maharashtra, India. *Journal of Threatened Taxa*, *1*(8), 444–444. https://doi.org/10.11609/jott.o1777.444

Benjamini, Y., Drai, D., Elmer, G., Kafkafi, N. & Golani, I. (2001). Controlling the false discovery rate in behavior genetics research. *Behavioural Brain Research*, *125*(1–2), 279–284. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(01)00297-2

Biddle, L. E., Deeming, D. C. & Goodman, A. M. (2018). Birds use structural properties when selecting materials for different parts of their nests. *Journal of Ornithology*, *159*(4), 999–1008. https://doi.org/10.1007/s10336-018-1571-y

Bidlingmayer, W. L. (1964). The effect of moonlight on the flight activity of mosquitoes. *Ecology*, *45*(1), 87–94. http://www.jstor.org/stable/1937110

Bidlingmayer, W. L., Day, J. F. & Evans, D. G. (1995). Effect of wind velocity on suction trap catches of some Florida mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *11*(3), 295–301.

Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C. & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition*, *6*(4), 213–223. https://doi.org/10.1007/s10071-003-0183-x

Biro, D., Sousa, C. & Matsuzawa, T. (2006). Ontogeny and cultural propagation of tool use by wild chimpanzees at Bossou, Guinea: case studies in nut cracking and leaf folding. *Cognitive Development in Chimpanzees*, 476–508. https://doi.org/10.1007/4-431-30248-

4_28
Bissinger, B. W. & Roe, R. M. (2010). Tick repellents: past, present, and future. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, *96*(2), 63–79. https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2009.09.010
Boesch, C. (1991). The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees. *Behaviour*, *117*(3–4), 220–241.
Boesch, C. (1995). Innovation in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, *16*(1), 1–16. https://doi.org/10.1007/BF02700150
Boesch, C. & Boesch, H. (1984). Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, *13*(5), 415–440. https://doi.org/10.1016/S0047-2484(84)80055-X
Bonnald, J., Cornette, R., Pichard, M., Asalu, E. & Krief, S. (2022). Phenotypical characterization of African savannah and forest elephants, with special emphasis on hybrids: the case of Kibale National Park, Uganda. *Oryx*, 1–8. https://doi.org/10.1017/s0030605321001605
Bonnald, J., Utge, J., Kuhner, M. K., Wasser, S. K., Asalu, E., Okimat, J. P. & Krief, S. (2021). Who are the elephants living in the hybridization zone? How genetics may guide conservation to better protect endangered elephants. *Global Ecology and Conservation*, *32*, e01917. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01917
Bonnet, S. I., Binetruy, F., Hernández-Jarguín, A. M. & Duron, O. (2017). The tick microbiome: why non-pathogenic microorganisms matter in tick biology and pathogen transmission. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, *7*, 1–14. https://doi.org/10.3389/fcimb.2017.00236
Borel, A., Ajzenherc, Y., Moncel, M.-H., Jalme, M. Saint & Krief, S. (2016). Do orangutans share early human interest in odd objects? *Current Anthropology*, *57*(6), 828–837. https://doi.org/10.1086/688855
Bortolamiol, S., Cohen, M., Potts, K., Pennec, F., Rwaburindore, P., Kasenene, J. M., Seguya, A., Vignaud, Q. & Krief, S. (2014). Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. *PLoS ONE*, *9*(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102177
Bortolamiol, S., Krief, S., Jiguet, F., Pali-brk, M., Rwaburindore, P., Kasenene, J. M., Seguya, A. & Cohen, M. (2013). Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda). *International Cartographic Conference*.
Brant, H. L., Ewers, R. M., Vythilingam, I., Drakeley, C., Benedick, S. & Mumford, J. D. (2016). Vertical stratification of adult mosquitoes (Diptera: Culicidae) within a tropical rainforest in Sabah, Malaysia. *Malaria Journal*, *15*, 370. https://doi.org/10.1186/s12936-016-1416-1
Brownlow, A. R., Plumptre, A. J., Reynolds, V. & Ward, R. (2001). Sources of variation in the nesting behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, *55*, 49–55.
Brunois-Pasina, F. & Krief, S. (2021). Les chimpanzés ont-ils une médecine ? “ Mais évidemment ! Les chimpanzés se soignent ! ” (dixit les Batooro d’Ouganda). In E. Barratay (Ed.), *L’animal désanthropisé* (Éditions d, pp. 979-10-351-0659-1. halshs – 03506804).
Burkett, D. A., Lee, W. J., Lee, K. W., Kim, H. C., Lee, H. I., Lee, J. S., Shin, E. H., Wirtz, R. A., Cho, H. W., Claborn, D. M., Coleman, R. E. & Klein, T. A. (2001). Light, carbon dioxide, and octenol-baited mosquito trap and host-seeking activity evaluations for mosquitoes in a malarious area of the Republic of Korea. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *17*(3), 196–205.
Bussiéras, J. & Chermette, R. (1991). *Abrégé de Parasitologie Vétérinaire: Fascicule IV.*

Entomologie vétérinaire.

Carvalho, J. S., Meyer, C. F. J., Vicente, L. & Marques, T. A. (2015). Where to nest? Ecological determinants of chimpanzee nest abundance and distribution at the habitat and tree species scale. *American Journal of Primatology*, *77*(2), 186–199. https://doi.org/10.1002/ajp.22321

Casimir, M. J. (1979). An analysis of gorilla nesting sites of the Mt. Kahuzi region (Zaire). *Folia Primatologica*, *32*(4), 290–308.

Chakraborty, S., Sander, W. E., Allan, B. F. & Andrade, F. C. (2021). Retrospective study of Kyasanur forest disease and deaths among nonhuman primates, India, 1957-2020. *Emerging Infectious Diseases*, *27*(7), 1969–1973. https://doi.org/10.3201/eid2707.210463

Chancellor, R. L., Rundus, A. S. & Nyandwi, S. (2012). The influence of seasonal variation on chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) fallback food consumption, nest group size, and habitat use in Gishwati, a Montane Rain forest fragment in Rwanda. *International Journal of Primatology*, *33*(1), 115–133. https://doi.org/10.1007/s10764-011-9561-4

Chapman, C. A. & Wrangham, R. W. (1993). Range use of the forest chimpanzees of Kibale: implications for the understanding of chimpanzee social organization. *American Journal of Primatology*, *31*(4), 263–273. https://doi.org/10.1002/ajp.1350310403

Chapman, C. A., Wrangham, R. W. & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *36*, 59–70.

Chapman, C. A., Wrangham, R. W., Chapman, L. J., Kennard, D. K. & Zanne, A. E. (1999). Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, *15*, 189–211.

Charlwood, J. D., Paru, R., Dagoro, H. & Lagog, M. (1986). Influence of moonlight and gonotrophic age on biting activity of *Anopheles farauti* (Diptera: Culicidae) from Papua New Guinea. *Journal of Medical Entomology*, *23*(2), 132–135. https://doi.org/10.1093/jmedent/23.2.132

Chen, Y., Wang, C., Teng, H., Chen, C., Chang, M., Lu, L., Lin, C., Jian, S. & Wu, H. (2011). Comparison of the efficacy of CO2-baited and unbaited light traps, gravid traps, backpack aspirators, and sweep net collections for sampling mosquitoes infected with *Japanese encephalitis* virus. *Journal of Vector Ecology*, *36*(1), 68–74.

Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, . (2005). Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*, *437*(7055), 69–87. https://doi.org/10.1038/nature04072

Chitayat, A. B., Wich, S. A., Lewis, M., Stewart, F. A. & Piel, A. K. (2021). Ecological correlates of chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) density in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *PLoS ONE*, *16*(2), e0246628. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246628

Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A. & Krief, S. (2015). Chimpanzees facing a dangerous situation: a high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, *77*, 890–900. https://doi.org/10.1002/ajp.22417

Cibot, M., Krief, S., Philippon, J., Couchoud, P., Seguya, A. & Pouydebat, E. (2016). Feeding consequences of hand and foot disability in wild adult chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *International Journal of Primatology*, *37*(4–5), 479–494. https://doi.org/10.1007/s10764-016-9914-0

Clark, L. (1991). The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings. In *Bird–parasite interactions: ecology, evolution and*

behaviour (Oxford Uni, pp. 205–221).
Clark, L. & Mason, J. R. (1985). Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European Starling. *Oecologia*, *67*, 169–176.
Cohuet, A., Harris, C., Robert, V. & Fontenille, D. (2010). Evolutionary forces on *Anopheles*: what makes a malaria vector? *Trends in Parasitology*, *26*(3), 130–136. https://doi.org/10.1016/j.pt.2009.12.001
Collias, N. E. & Collias, E. C. (2014). *Nest building and bird behavior* (Volume 857). Princeton University.
Cook, M. J. (2015). Lyme borreliosis: a review of data on transmission time after tick attachment. *International Journal of General Medicine*, *8*, 1–8.
Cooper, R. D., Frances, S. P., Popat, S. & Waterson, D. G. E. (2004). The effectiveness of light, 1-octen-3-ol, and carbon dioxide as attractants for Anopheline mosquitoes in Madang province, Papua New Guinea. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *20*(3), 239–242.
Corbet, P. S. (1963). Seasonal patterns of age-composition of sylvan mosquito populations in Uganda (Diptera, Culicidae). *Bulletin of Entomological Research*, *52*(2), 213–227.
Costantini, C. & Diallo, M. (2001). Preliminary lack of evidence for simian odour preferences of savanna populations of <i>Anopheles gambiae<\i>. *Parassitologia*, *43*, 179–182.
Costantini, C., Sagnon, N., Torre, A. Della, Diallo, M., Brady, J., Gibson, G. & Coluzzi, M. (1998). Odor-mediated host preferences of West African mosquitoes, with particular reference to malaria vectors. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *58*(1), 56–63. https://doi.org/10.4269/ajtmh.1998.58.56
Couturier, C., Bortolamiol, S., Ortmann, S., Okimat, J. P., Asalu, E. & Krief, S. (2022). All-you-can-eat: influence of proximity to maize gardens on the wild diet and the forest activities of the Sebitoli chimpanzee community in Kibale National Park. *Animals*, *12*(7), 1–22. https://doi.org/10.3390/ani12070806
Darby, A. C., Cho, N. H., Fuxelius, H. H., Westberg, J. & Andersson, S. G. E. (2007). Intracellular pathogens go extreme: genome evolution in the Rickettsiales. *Trends in Genetics*, *23*(10), 511–520. https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.08.002
de Roode, J. C., Lefèvre, T. & Hunter, M. D. (2013). Self-medication in animals. *Science*, *340*(6129), 150–151.
De Waal, F. B. M. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, *18*(6), 375–386. https://doi.org/10.1016/S1090-5138(97)00085-8
DeJoseph, M., Taylor, R. S. L., Baker, M. & Aregullin, M. (2002). Fur-rubbing behavior of capuchin monkeys. *Journal of the American Academy of Dermatology*, *46*(6), 924–925. https://doi.org/10.1067/mjd.2002.119668
Deletre, E., Martin, T., Campagne, P., Bourguet, D., Cadin, A., Menut, C., Bonafos, R. & Chandre, F. (2013). Repellent, irritant and toxic effects of 20 plant extracts on adults of the malaria vector *Anopheles gambiae* mosquito. *PLoS ONE*, *8*(12), 1–10. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082103
Deletre, E., Martin, T., Duménil, C. & Chandre, F. (2019). Insecticide resistance modifies mosquito response to DEET and natural repellents. *Parasites and Vectors*, *12*(1), 1–10. https://doi.org/10.1186/s13071-019-3343-9
Deméré, B. T., Hollingsworth, B. D. & Unitt, P. (2002). Nests and nest-building animals. *Field Notes*, *13*.
Devi, N. P. & Jauhari, R. K. (2004). Altitudinal distribution of mosquitoes in mountainous area of Garhwal region : Part – I. *Journal of Vector Borne Diseases*, *41*(1/2), 17.
Diallo, D., Marston, A., Terreaux, C., Toure, Y., Paulsen, B. S. & Hostettmann, K. (2001). Screening of malian medicinal plants for antifungal, larvicidal, molluscicidal, antioxidant and radical scavenging activities. *Phytotherapy Research*, *15*(5), 401–406.

https://doi.org/10.1002/ptr.738
Dijk, K. Van, Cibot, M. & Mclennan, M. R. (2021). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) adapt their nesting behavior after large-scale forest clearance and community decline. *American Journal of Primatology*, *83*(10), e23323. https://doi.org/10.1002/ajp.23323
Dobson, A. J. & Barnett, A. G. (2018). *An introduction to generalized linear models*. Chapman and Hall/CRC.
Dow, R. P. & Gerrish, G. M. (1970). Day-to-day change in relative humidity and the activity of Culex nigripalpus (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *63*(4), 995–999. https://doi.org/10.1093/aesa/63.4.995
Dubost, J. M., Lamxay, V., Krief, S., Falshaw, M., Manithip, C. & Deharo, E. (2019). From plant selection by elephants to human and veterinary pharmacopeia of mahouts in Laos. *Journal of Ethnopharmacology*, *244*(June), 112157. https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112157
Duke, J. A. (2002). *The green pharmacy herbal handbook: your everyday reference to the best herbs for healing* (Macmillan).
Dutton, P., Moltchanova, E. & Chapman, H. (2017). Nesting ecology of a small montane population of the Nigerian/Cameroon chimpanzee (*Pan troglodytes ellioti*) in Nigeria. *Folia Primatologica*, *87*(6), 361–374. https://doi.org/10.1159/000454921
Ebel, G. D. & Kramer, L. D. (2004). Short report: duration of tick attachment required for transmission of Powassan virus by deer ticks. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *71*(3), 268–271. https://doi.org/10.4269/ajtmh.2004.71.3.0700268
Erhenhi, A. H. & Obadoni, B. O. (2015). Known medicinal and aphrodisiac plants of Urhonigbe forest reserve, Edo State, Nigeria. *Journal of Medicinal Plants Studies*, *3*(4), 101–106.
Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-duque, E., Fiore, A. Di, Nekaris, K. A., Nijman, V., Heymann, E. W., Lambert, J. E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J. M., Gillespie, T. R., Mittermeier, R. A. & Arregoitia, L. V. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates : why primates matter. *Science Advances*, *3*, e1600946.
Fall, A. D., Sy, G. Y., Fall, M., Diatta, W., Nicolas, J. P., Diatta, K., ... & Faye, B. (2009). Étude des activités antalgique et anti-inflammatoire et de la toxicité aigue des feuilles de *Aphania senegalensis* (Juss. Ex Poir.) Radlk, Sapindaceae. *Ethnopharmacologia*, *43*, 76–80.
Fang, F., Candy, K., Melloul, E., Bernigaud, C., Chai, L., Darmon, C., Durand, R., Botterel, F., Chosidow, O., Izri, A., Huang, W. & Guillot, J. (2016). In vitro activity of ten essential oils against *Sarcoptes scabiei*. *Parasites and Vectors*, *9*(1), 1–7. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1889-3
Forstmeier, W. & Schielzeth, H. (2011). Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: Overestimated effect sizes and the winner's curse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(1), 47–55. https://doi.org/10.1007/s00265-010-1038-5
Fotang, C., Bröring, U., Roos, C., Enoguanbhor, E. C., Dutton, P., Tédonzong, L. R. D., Willie, J., Yuh, Y. G. & Birkhofer, K. (2021). Environmental and anthropogenic effects on the nesting patterns of Nigeria-Cameroon chimpanzees in North-West Cameroon. *American Journal of Primatology*, e23312. https://doi.org/10.1002/ajp.23312
Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S. & Monette, G. (2012). *Package 'car'* (No. 16). R Foundation for Statistical Computing.
Freeland, W. J. (1980). Mangabey (*Cerocebus albigena*) movement patterns in relation to food availability and fecal contamination. *Ecology*, *61*(6), 1297–1303.
Freiberg, M. (1997). Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana*, *18*(1), 77–84.

Fruth, B. & Hohmann, G. (1993). Ecological and behavioral aspects of nest building in wild bonobos (*Pan paniscus*). *Ethology*, *94*(2), 113–126. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00552.x

Fruth, B. & Hohmann, G. (1994). Comparative analyses of nest building behavior in bonobos and chimpanzees. In W. C. McGrew, F. B. M. de Waal, R. W. Wrangham & P. Heltne (Eds.), *Chimpanzee cultures* (pp. 109–128). Harvard University Press.

Fruth, B. & Hohmann, G. (1996). Nest building behavior in the great apes: the great leap forward? In *Great ape societies* (pp. 225–240).

Fruth, B., Tagg, N. & Stewart, F. A. (2018). Sleep and nesting behavior in primates: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(3), 499–509. https://doi.org/10.1002/ajpa.23373

Furuichi, T. & Hashimoto, C. (2004). Botanical and topographical factors influencing nesting-site selection by chimpanzees in Kalinzu Forest, Uganda. *International Journal of Primatology*, *25*(4), 755–765. https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000029121.25284.7f

Furuichi, T., Inagaki, H. & Angoue-Ovono, S. (1997). Population density of chimpanzees and gorillas in the Petit Loango Reserve, Gabon: employing a new method to distinguish between nests of the two species. *International Journal of Primatology*, *18*(6), 1029–1046.

Gichui, W. G. (2016). *Antinociceptive activities of extracts of* Croton megalocarpus *hutch (Eurphobiaceae) using animal models*. University of Nairobi.

Gillett, J. D. (1951). The habits of the mosquito Aëdes (Stegomyia) Simpsoni Theobald in relation to the epidemiology of Yellow Fever in Uganda. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, *45*(2), 110–121. https://doi.org/10.1080/00034983.1951.11685478

Gillies, M. T. & De Meillon, B. (1968). *The Anophelinae of Africa south of the Sahara (Ethiopian zoogeographical region)* (54th ed.).

Goodall, J. (1962). Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *102*(2), 455–467.

Goodall, J. (1965). *Chimpanzees of the gombe stream reserve. Primate behavior: field studies of monkeys and apes*.

Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, *1*, 161-IN12.

Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Cambridge Mass.

Gould, E. A. & Higgs, S. (2009). Impact of climate change and other factors on emerging arbovirus diseases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, *103*, 109–121. https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2008.07.025

Granier, N., Hambuckers, A., Matsuzawa, T. & Huynen, M. C. (2014). Density estimates and nesting-site selection in chimpanzees of the Nimba Mountains, Côte d'Ivoire, and Guinea. *American Journal of Primatology*, *76*(11), 999–1010. https://doi.org/10.1002/ajp.22278

Groves, C. P. & Sabater Pi, J. (1985). From ape's nest to human fix-point. *Man*, *20*(1), 22–47.

Gueritte, F., Sevenet, T., Litaudon, M. & Dumontet, V. (2011). Biodiversity as a source of small molecules for pharmacological screening libraries of plant extracts. In *Chemogenomics and Chemical Genetics* (pp. 227–240). Springer, Berlin, Heidelberg.

Guidorizzi, C. E. & Raboy, B. E. (2009). Fur-rubbing with plant exudates in wild golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *American Journal of Primatology*, *71*, 75.

Haddow, A. J., Gillett, J. D. & Highton, R. B. (1947). The mosquitoes Of Bwamba County, Uganda. V. The vertical distribution and biting-cycle of mosquitoes in rain-forest, with further observations on microclimate. *Bulletin of Entomological Research*, *37*(3), 301–330.

Haddow, A. J. & Ssenkubuge, Y. (1973). The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. IX. Further studies on the biting behaviour of an outdoor population of the *Anopheles gambiae* Giles complex. *Bulletin of Entomological Research*, *62*, 407–414.

Haddow, A. J. & Ssenkubuge, Y. (1974). The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. X. Observations on the biting behaviour of *Anopheles* spp. other than *A. gambiae* Giles , with notes on the behaviour of these species in the Entebbe area. *Bulletin of Entomological Research*, *64*(1), 45–51.

Hakizimana, D., Hambuckers, A., Brotcorne, F. & Huynen, M. (2015). Characterization of nest sites of chimpanzees in Kibira National Park, Burundi. *African Primates*, *10*, 1–12.

Hamer, S. A., Bernard, A. B., Donovan, R. M., Hartel, J. A., Wrangham, R. W., Otali, E. & Goldberg, T. L. (2013). Coincident tick infestations in the nostrils of wild chimpanzees and a human in Uganda. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *89*(5), 924–927. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0081

Hartter, J. (2010). Resource use and ecosystem services in a forest park landscape. *Society and Natural Resources*, *23*(3), 207–223. https://doi.org/10.1080/08941920903360372

Hausfater, G. & Meade, B. J. (1982). Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates*, *23*(2), 287–297. https://doi.org/10.1007/BF02381167

Hayakawa, T., Arisue, N., Udono, T., Hirai, H., Sattabongkot, J., Toyama, T., Tsuboi, T., Horii, T. & Tanabe, K. (2009). Identification of *Plasmodium malariae*, a human malaria parasite, in imported chimpanzees. *PLoS ONE*, *4*(10), 2–5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007412

Hediger, H. (1977). Nest and home. *Folia Primatologica*, *28*(3), 170–187.

Hemmes, R. B., Alvarado, A. & Hart, B. L. (2002). Use of California bay foliage by wood rats for possible fumigation of nest-borne ectoparasites. *Behavioral Ecology*, *13*(3), 381–385. https://doi.org/10.1093/beheco/13.3.381

Henschel, P., Abernethy, K. A. & White, L. J. T. (2005). Leopard food habits in the Lopé National Park, Gabon, Central Africa. *African Journal of Ecology*, *43*(1), 21–28. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00518.x

Herbert, A., Boundenga, L., Meyer, A., Moukodoum, D. N., Okouga, A. P., Arnathau, C., Durand, P., Magnus, J., Ngoubangoye, B., Willaume, E., Ba, C. T., Rougeron, V., Renaud, F., Ollomo, B. & Prugnolle, F. (2015). Malaria-like symptoms associated with a natural *Plasmodium reichenowi* infection in a chimpanzee. *Malaria Journal*, *14*, 220. https://doi.org/10.1186/s12936-015-0743-y

Hernandez-Aguilar, R. A. (2006). *Ecology and nesting patterns of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Issa, Ugalla, Western Tanzania*. University of South Carolina.

Hernandez-Aguilar, R. A. (2009). Chimpanzee nest distribution and site reuse in a dry habitat: implications for early hominin ranging. *Journal of Human Evolution*, *57*(4), 350–364. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.03.007

Hernandez-Aguilar, R. A., Moore, J. & Stanford, C. B. (2013). Chimpanzee nesting patterns in savanna habitat: environmental influences and preferences. *American Journal of Primatology*, *9999*, 1–16. https://doi.org/10.1002/ajp.22163

Hiraiwa-Hasegawa, M. (2013). Sex differences in the behavioral development of chimpanzees at Mahale. In *Understanding Chimpanzees* (pp. 104–115). https://doi.org/10.4159/harvard.9780674183858.c12

Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: a multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, *104*(S25), 171–200.

Huffman, M. A. (2003). Animal self-medication and ethno-medicine: exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *Proceedings of the Nutrition Society*,

62, 371–381.

Huffman, M. A. & Seifu, M. (1989). Observations on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, *30*(1), 51–63. https://doi.org/10.1007/BF02381210

Humle, T., Maisels, F., Oates, J. F., Plumptre, A. J. & Williamson, E. A. (2016). Pan troglodytes, *chimpanzee (errata version published in 2018)*. The IUCN Red List of Threatened Species. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6422-5_49

Hunt, K. D. (1994). The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. In *Journal of Human Evolution* (Vol. 26, Issue 3, pp. 183–202). https://doi.org/10.1006/jhev.1994.1011

Hunt, K. D. & McGrew, W. C. (2002). Chimpanzees in the dry habitats of Assirik, Senegal and Semliki Wildlife Reserve, Uganda. In *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (pp. 35–51). https://doi.org/10.1017/cbo9780511606397.005

Ingkaninan, K., Ijzerman, A. P., Taesotikul, T. & Verpoorte, R. (1999). Isolation of opioid-active compounds from *Tabernaemontana pachysiphon* leaves. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, *51*, 1441–1446.

Itoh, A., Tanahashi, T., Ikejima, S., Inoue, M., Nagakura, N., Inoue, K., Kuwajima, H. & Wu, H.-X. (2000). Five phenolic glycosides from *Alangium chinense*. *Journal of Natural Products*, *63*(1), 95–98. https://doi.org/10.1021/np990391z

Itoh, N. & Nishida, T. (2007). Chimpanzee grouping patterns and food availability in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, *48*(2), 87–96. https://doi.org/10.1007/s10329-006-0031-0

Jagiello, Z., Dylewski, Ł., Tobolka, M. & Aguirre, J. I. (2019). Life in a polluted world: a global review of anthropogenic materials in bird nests. *Environmental Pollution*, *251*, 717–722. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.028

Janmaat, K. R. L., Polansky, L., Ban, S. D. & Boesch, C. (2014). Wild chimpanzees plan their breakfast time, type, and location. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(46), 16343–16348. https://doi.org/10.1073/pnas.1407524111

Janzen, D. H. & Montgomery, G. G. (1978). Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates. In *The ecology of arboreal folivores* (pp. 73–84).

Jisaka, M., Ohigashi, H., Takagaki, T., Nozaki, H., Tada, T., Hirota, M., Irie, R., Huffman, M. A., Nishida, T., Kaji, M. & Koshimizu, K. (1992). Bitter steroid glucosides, vernoniosides A1, A2, and A3, and related B1 from a possible medicinal plant, *Vernonia amygdalina*, used by wild chimpanzees. *Tetrahedron*, *48*(4), 625–632. https://doi.org/10.1016/S0040-4020(01)88123-0

Jungers, W. L. & Susman, R. L. (1984). Body size and skeletal allometry in African apes. In *The pygmy chimpanzee* (pp. 131–177). Springer Boston, MA.

Kabbale, F. G., Akol, A. M., Kaddu, J. B. & Onapa, A. W. (2013). Biting patterns and seasonality of *Anopheles gambiae* sensu lato and *Anopheles funestus* mosquitoes in Kamuli District, Uganda. *Parasites & Vectors*, *6*(1), 340.

Kaddumukasa, M. A., Mutebi, J.-P., Lutwama, J. J., Masembe, C. & Akol, A. M. (2014). Mosquitoes of Zika forest, Uganda: species composition and relative abundance. *Journal of Medical Entomology*, *51*(1), 104–113.

Kamau, L., Mulaya, N. & Vulule, J. M. (2006). Evaluation of potential role of *Anopheles ziemanni* in malaria transmission in Western Kenya. *Journal of Medical Entomology*, *43*(4), 774–776. https://doi.org/10.1603/0022-2585(2006)43[774:EOPROA]2.0.CO;2

Kamgang, S. A., Bobo, K. S., Maisels, F., Ambahe, R. D. D., Ambassa Ongono, D. E., Gonder, M. K., Johnson, P., Marino, J. & Sinsin, B. (2018). The relationship between the

abundance of the Nigeria-Cameroon chimpanzee (*Pan troglodytes ellioti*) and its habitat: a conservation concern in Mbam-Djerem National Park, Cameroon. *BMC Ecology*, *18*(1), 1–14. https://doi.org/10.1186/s12898-018-0199-3

Karki, S., Hamer, G. L., Anderson, T. K., Goldberg, T. L., Kitron, U. D., Krebs, B. L., Walker, E. D. & Ruiz, M. O. (2016). Effect of trapping methods, weather, and landscape on estimates of the *Culex* vector mosquito abundance. *Environmental Health Insights*, *10*, 93–103. https://doi.org/10.4137/EHI.S33384

Karunamoorthi, K., Ilango, K. & Endale, A. (2009). Ethnobotanical survey of knowledge and usage custom of traditional insect/mosquito repellent plants among the Ethiopian Oromo ethnic group. *Journal of Ethnopharmacology*, *125*(2), 224–229. https://doi.org/10.1016/j.jep.2009.07.008

Kasenene, J. M. (2007). Impact of exotic plantations and harvesting methods on the regeneration of indigenous tree species in Kibale forest, Uganda. *African Journal of Ecology*, *45*(S1), 41–47.

Katavolos, P., Armstrong, P. M., Dawson, J. E. & Telford, S. R. (1998). Duration of tick attachment required for transmission of granulocytic ehrlichiosis. *Journal of Infectious Diseases*, *177*(5), 1422–1425. https://doi.org/10.1086/517829

Kawanaka, K. (1989). Age differences in social interactions of young males in a chimpanzee unit-group at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, *30*(3), 285–305. https://doi.org/10.1007/BF02381256

Keita, M. B., Hamad, I. & Bittar, F. (2014). Looking in apes as a source of human pathogens. *Microbial Pathogenesis*, *77*, 149–154. https://doi.org/10.1016/j.micpath.2014.09.003

Klein, A., Zimmermann, E., Radespiel, U., Schaarschmidt, F., Springer, A. & Strube, C. (2018). Ectoparasite communities of small-bodied Malagasy primates : seasonal and socioecological influences on tick, mite and lice infestation of Microcebus murinus and M. ravelobensis in northwestern Madagascar. *Parasite & Vectors*, *11*(1), 459.

Klein, N., Fröhlich, F. & Krief, S. (2008). Geophagy: soil consumption enhances the bioactivities of plants eaten by chimpanzees. *Naturwissenschaften*, *95*, 325–331. https://doi.org/10.1007/s00114-007-0333-0

Koops, K., Humle, T., Sterck, E. H. M. & Matsuzawa, T. (2007). Ground-nesting by the chimpanzees of the Nimba Mountains, Guinea: environmentally or socially determined ? *American Journal of Primatology*, *69*, 407–419. https://doi.org/10.1002/ajp

Koops, K., McGrew, W. C., de Vries, H. & Matsuzawa, T. (2012). Nest-building by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Seringbara, Nimba Mountains: antipredation, thermoregulation, and antivector hypotheses. *International Journal of Primatology*, *33*(2), 356–380. https://doi.org/10.1007/s10764-012-9585-4

Kortlandt, A. (1992). On chimpanzee dormitories and early hominid home sites. *Current Anthropology*, *33*(4), 399–401.

Koshimizu, K., Ohigashi, H., Huffman, M. A., Nishida, T. & Takasaki, H. (1993). Physiological activities and the active constituents of potentially medicinal plants used by wild chimpanzees of the Mahale mountains, Tanzania. *International Journal of Primatology*, *14*(2), 345–356. https://doi.org/10.1007/BF02192637

Koyama, N., Aimi, M., Kawamoto, Y., Hirai, H., Go, Y., Ichino, S. & Takahata, Y. (2008). Body mass of wild ring-tailed lemurs in Berenty Reserve, Madagascar, with reference to tick infestation: a preliminary analysis. *Primates*, *49*(1), 9–15. https://doi.org/10.1007/s10329-007-0051-4

Krief, S., Berny, P., Gumisiriza, F., Gross, R., Demeneix, B., Fini, J. B., Chapman, C. A., Chapman, L. J., Seguya, A. & Wasswa, J. (2017). Agricultural expansion as risk to endangered wildlife: pesticide exposure in wild chimpanzees and baboons displaying facial dysplasia. *Science of the Total Environment*, *598*, 647–656.

https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.113
Krief, S., Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, J. M. & Masi, S. (2014a). Wild chimpanzees on the edge: nocturnal activities in croplands. *PLoS ONE*, *9*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925
Krief, S., Cibot, M., Bortolamiol, S., Seguya, A., Krief, J. M. & Masi, S. (2014b). Wild chimpanzees on the edge: Nocturnal activities in croplands. *PLoS ONE*, *9*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109925
Krief, S., Escalante, A. A., Pacheco, M. A., Mugisha, L., André, C., Halbwax, M., Fischer, A., Krief, J. M., Kasenene, J. M., Crandfield, M., Cornejo, O. E., Chavatte, J. M., Lin, C., Letourneur, F., Grüner, A. C., McCutchan, T. F., Rénia, L. & Snounou, G. (2010). On the diversity of malaria parasites in African apes and the origin of *Plasmodium falciparum* from bonobos. *PLoS Pathogens*, *6*(2). https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000765
Krief, S., Hladik, C. M. & Haxaire, C. (2005). Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, *101*(1–3), 1–15. https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.03.024
Krief, S., Huffman, M. A., Sévenet, T., Guillot, J., Bories, C., Hladik, C. M. & Wrangham, R. W. (2005). Noninvasive monitoring of the health of *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, *26*(2), 467–490. https://doi.org/10.1007/s10764-005-2934-9
Krief, S., Huffman, M. A., Sévenet, T., Hladik, C. M., Grellier, P., Loiseau, P. M. & Wrangham, R. W. (2006). Bioactive properties of plant species ingested by chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, *68*, 51–71. https://doi.org/10.1012/ajp
Krief, S., Iglesias-González, A., Appenzeller, B. M. R., Okimat, J. P., Fini, J. B., Demeneix, B., Vaslin-Reimann, S., Lardy-Fontan, S., Guma, N. & Spirhanzlova, P. (2020). Road impact in a protected area with rich biodiversity: the case of the Sebitoli road in Kibale National Park, Uganda. *Environmental Science and Pollution Research*, *27*(22), 27914–27925. https://doi.org/10.1007/s11356-020-09098-0
Krief, S., Levrero, F., Krief, J. M., Thanapongpichat, S., Imwong, M., Snounou, G., Kasenene, J. M., Cibot, M. & Gantier, J. C. (2012). Investigations on anopheline mosquitoes close to the nest sites of chimpanzees subject to malaria infection in Ugandan Highlands. *Malaria Journal*, *11*, 1–11. https://doi.org/10.1186/1475-2875-11-116
Krief, S., Martin, M. T., Grellier, P., Kasenene, J. M. & Sévenet, T. (2004). Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, *48*(8), 3196–3199. https://doi.org/10.1128/AAC.48.8.3196-3199.2004
Krief, S., Thoison, O., Sévenet, T., Wrangham, R. W. & Lavaud, C. (2005). Triterpenoid saponin anthranilates from *Albizia grandibracteata* leaves ingested by primates in Uganda. *Journal of Natural Products*, *68*(6), 897–903. https://doi.org/10.1021/np049576i
Krief, S., Wrangham, R. W. & Lestel, D. (2006). Diversity of items of low nutritional value ingested by chimpanzees from Kanyawara, kibale national park, Uganda: an example of the etho-ethnology of chimpanzees. In *Social Science Information* (Vol. 45, Issue 2). https://doi.org/10.1177/0539018406063642
Lacroix, D. (2010). *Constituants chimiques et activités antiparasitaires de trois plantes de la médecine traditionnelle ougandaise (Région de Kibale): Markhamia lutea, Teclea nobilis et Citropsis articulata*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle.
Lacroix, D., Prado, S., Deville, A., Krief, S., Dumontet, V., Kasenene, J. M., Mouray, E., Bories, C. & Bodo, B. (2009). Hydroperoxy-cycloartane triterpenoids from the leaves of

Markhamia lutea, a plant ingested by wild chimpanzees. *Phytochemistry*, *70*(10), 1239–1245. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.06.020

Lacroix, D., Prado, S., Kamoga, D., Kasenene, J. M., Namukobe, J., Krief, S., Dumontet, V., Mouray, E., Bodo, B. & Brunois, F. (2011). Antiplasmodial and cytotoxic activities of medicinal plants traditionally used in the village of Kiohima, Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, *133*(2), 850–855. https://doi.org/10.1016/j.jep.2010.11.013

Laland, K. N. & Janik, V. M. (2006). The animal cultures debate. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(10), 542–547. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.005

Lan, L., Tsuzuki, K., Liu, Y. F. & Lian, Z. W. (2017). Thermal environment and sleep quality: a review. *Energy and Buildings*, *149*, 101–113. https://doi.org/10.1016/j.enbuild.2017.05.043

Landsoud-Soukate, J., Tutin, C. E. G. & Fernandez, M. (1995). Intestinal parasites of sympatric gorillas and chimpanzees in the Lope Reserve, Gabon. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, *89*(1), 73–79. https://doi.org/10.1080/00034983.1995.11812931

Largo, C. J. (2009). Mosquito avoidance drives selection of nest tree species in Bornean orangutans. *Folia Primatologica*, *80*, 163.

Last, C. & Muh, B. (2013). Effects of human presence on chimpanzee nest location in the Lebialem-Mone Forest Landscape, Southwest Region, Cameroon. *Folia Primatologica*, *84*(1), 51–63. https://doi.org/10.1159/000346305

Lefèvre, T., Gouagna, L. C., Dabiré, K. R., Elguero, E., Fontenille, D., Renaud, F., Costantini, C. & Thomas, F. (2009). Beyond nature and nurture: Phenotypic plasticity in blood-feeding behavior of *Anopheles gambiae* s.s. when humans are not readily accessible. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *81*(6), 1023–1029. https://doi.org/10.4269/ajtmh.2009.09-0124

Lehmann, J. & Boesch, C. (2005). Bisexually bonded ranging in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *57*(6), 525–535. https://doi.org/10.1007/s00265-004-0891-5

Lehmann, J., Korstjens, A. H. & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, *74*(6), 1617–1629. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.025

Libourel, P. A. & Herrel, A. (2016). Sleep in amphibians and reptiles: a review and a preliminary analysis of evolutionary patterns. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *91*(3), 833–866. https://doi.org/10.1111/brv.12197

Lima, J. K. A., Chicuta, C. P. D. L., Costa, M. de M., Costa, M. L. A. da, Grillo, L. A. M., Santos, A. F. dos & Gomes, F. S. (2020). Biotoxicity of aqueous extract of *Genipa americana* L. bark on red flour beetle *Tribolium castaneum* (Herbst). *Industrial Crops and Products*, *156*(July), 112874. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112874

Lindshield, S., Hernandez-Aguilar, R. A., Korstjens, A. H., Marchant, L. F., Narat, V., Ndiaye, P. I., Ogawa, H., Piel, A. K., Pruetz, J. D., Stewart, F. A., van Leeuwen, K. L., Wessling, E. G. & Yoshikawa, M. (2021). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in savanna landscapes. *Evolutionary Anthropology*, *30*(6), 399–420. https://doi.org/10.1002/evan.21924

Liu, W., Li, Y., Learn, G. H., Rudicell, R. S., Robertson, J. D., Keele, B. F., Ndjango, J.-B. N., Sanz, C. M., Morgan, D. B., Locatelli, S., Gonder, M. K., Kranzusch, P. J., Walsh, P. D., Delaporte, E., Mpoudi-ngole, E., Georgiev, A. V, Muller, M. N., Shaw, G. M., Peeters, M., … Hahn, B. H. (2010). Origin of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum* in gorillas. *Nature*, *467*(7314), 420–425. https://doi.org/10.1038/nature09442

Liu, Z. L., Goh, S. H. & Ho, S. H. (2007). Screening of Chinese medicinal herbs for bioactivity against *Sitophilus zeamais* Motschulsky and *Tribolium castaneum* (Herbst).

Journal of Stored Products Research, *43*(3), 290–296. https://doi.org/10.1016/j.jspr.2006.06.010

Llorente Caño, M. (2003). *Estudio comparado de la conducta nidificadora de los chimpancés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) de la comunidad de Kanyawara (Parque Nacional de Kibale, Uganda)*.

Lock, L. C. & Anderson, J. R. (2013). Kin, daytime associations, or preferred sleeping sites? factors influencing sleep site selection in captive chimpanzees (Pan troglodytes). *Folia Primatologica*, *84*(3–5), 158–169. https://doi.org/10.1159/000351553

Lodwick, J. L., Borries, C., Pusey, A. E. & Goodall, J. (2004). From nest to nest - Influence of ecology and reproduction on the active period of adult Gombe chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *64*, 249–260. https://doi.org/10.1002/ajp.20076

Lourenço-de-Oliveira, R. & Luz, S. L. B. (1996). Simian malaria at two sites in the Brazilian Amazon - II . Vertical distribution and frequency of Anopheline species inside and outside the forest. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, *91*(6), 687–694.

Lucia, A., Gonzalez Audino, P., Seccacini, E., Licastro, S., Zerba, E. N. & Masuh, H. M. (2007). Larvicidal effect of *Eucalyptus grandis* essential oil and turpentine and their major components on *Aedes aegypti* larvae. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *23*(3), 299–303. https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[299:LEOEGE]2.0.CO;2

Lukwa, N., Mduluza, T., Nyoni, C., Lukwa, A. T. & Zimba, M. (2018). Knock down and insecticidal activity of the plants *Tagetes minuta, Lippia javanica, Lantana camara, Tagetes erecta* and *Eucalyptus grandis* on *Anopheles arabiensis* mosquitoes. *Journal of Entomological and Acarological Research*, *50*(2). https://doi.org/10.4081/jear.2018.7241

Lumsden, W. H. R. (1952). The crepuscular biting activity of insects in the forest canopy in Bwamba, Uganda. A study in relation to the sylvan epidemiology of yellow fever. *Bulletin of Entomological Research*, *42*(4), 721–760.

Mackinnon, J. (1974). The behaviour and ecology of wild orang-utans (Pongo pygmaeus). *Animal Behaviour*, *22*(1), 3–74. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(74)80054-0

Maclean, G. L. (1973). The sociable weaver, part 2: nest architecture and social organization. *Ostrich*, *44*(3–4), 191–218. https://doi.org/10.1080/00306525.1973.9639159

Makanga, B., Yangari, P., Rahola, N., Rougeron, V., Elguero, E., Boundenga, L., Moukodoum, N. D., Okouga, A. P., Arnathau, C., Durand, P., Willaume, E., Ayala, D., Fontenille, D., Ayala, F. J., Renaud, F., Ollomo, B., Prugnolle, F. & Paupy, C. (2016). Ape malaria transmission and potential for ape-to-human transfers in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(19), 5329–5334. https://doi.org/10.1073/pnas.1603008113

Manly, B. F. L., McDonald, T. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. & Erickson, W. P. (2007). *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Springer Science & Business Media.

Mansouri, I., Ousaaid, D., Squalli, W., Douini, I., Mounir, M., El Agy, A., Assouguem, A., Achiban, H., El Ghadraoui, L. & Dakki, M. (2021). Nest building, dimension, and selection of aromatic and medicinal twigs to repel ectoparasites in the European turtle dove. *Journal of Animal Behaviour and Biometeorology*, *9*(4), 2133.

Mascolo, N., Pinto, A., Capasso, F., Yenesew, A. & Dagne, E. (1988). Antipyretic and analgesic studies of the ethanalic extract of *Teclea nobilis* delile. *Phytotherapy Research*, *2*(3), 154–156. https://doi.org/10.1002/ptr.2650020312

Mattingly, P. F. (1946). Studies on West African forest mosquitos.—Part I. The seasonal distribution, biting cycle and vertical distribution of four of the principal species. *Bulletin of Entomological Research*, *40*(1), 149–168.

McCarthy, M. S., Lester, J. D. & Stanford, C. B. (2017). Chimpanzees (*Pan troglodytes*)

flexibly use introduced species for nesting and bark feeding in a human-dominated habitat. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 321–337. https://doi.org/10.1007/s10764-016-9916-y

McCrae, A. W. R., Boreham, P. F. L. & Ssenkubuge, Y. (1976). The behavioural ecology of host selection in *Anopheles implexus* (Theobald) (Diptera, Culicidae). *Bulletin of Entomological Research*, *66*(4), 587–631. https://doi.org/10.1017/S0007485300010695

McGinley-Smith, D. E. & Tsao, S. S. (2003). Dermatoses from ticks. *Journal of the American Academy of Dermatology*, *49*(3), 363–392. https://doi.org/10.1067/S0190-9622(03)01868-1

McGlynn, T. P. (2012). The ecology of nest movement in social insects. *Annual Review of Entomology*, *57*, 291–308. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100708

McGrew, W. C. (1992). *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge University Press.

McGrew, W. C. (2004). *The cultured chimpanzee: reflections on cultural primatology*. Cambridge University Press.

McGrew, W. C. (2010). Chimpanzee technology. *Science*, *328*(5978), 579–580. https://doi.org/10.1126/science.1187921

McGrew, W. C. (2021). Sheltering chimpanzees. *Primates*, *62*(3), 445–455. https://doi.org/10.1007/s10329-021-00903-z

McGrew, W. C., Tutin, C. E. G. & Baldwin, P. J. (1979). Chimpanzees, tools, and termites: cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania, and Rio Muni. *Man*, *14*(2), 185–214.

Menzel, C., Fowler, A., Tennie, C. & Call, J. (2013). Leaf surface roughness elicits leaf swallowing behavior in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*P. paniscus*), but not in gorillas (*Gorilla gorilla*) or orangutans (*Pongo abelii*). *International Journal of Primatology*, *34*(3), 533–553. https://doi.org/10.1007/s10764-013-9679-7

Miles, J. O. C. L. & Annan, K. A. (2005). *World atlas of great apes and their conservation*. University of California.

Miller, T. A., Stryker, R. G., Wilkinson, R. N. & Esah, S. (1970). The influence of time and frequency of collection on the abundance of certain mosquito species in light trap collections in Thailand. *Journal of Medical Entomology*, *7*(5), 555–561. https://doi.org/10.1093/jmedent/14.1.60

Morrogh-Bernard, H. C. (2008). Fur-rubbing as a form of self-medication in *Pongo pygmaeus*. *International Journal of Primatology*, *29*(4), 1059–1064. https://doi.org/10.1007/s10764-008-9266-5

Moscovice, L. R., Issa, M. H., Petrzelkova, K. J., Keuler, N. S., Snowdon, C. T. & Huffman, M. A. (2007). Fruit availability, chimpanzee diet, and grouping patterns on Rubondo Island, Tanzania (2007). *American Journal of Primatology*, *69*(5), 487–502. https://doi.org/10.1002/ajp

Munhenga, G., Brooke, B. D., Spillings, B., Essop, L., Hunt, R. H., Midzi, S., Govender, D., Braack, L. & Koekemoer, L. L. (2014). Field study site selection, species abundance and monthly distribution of anopheline mosquitoes in the northern Kruger National Park, South Africa. *Malaria Journal*, *13*(1), 27.

Musundire, R., Mazodze, F., Macheka, L., Ngadze, R. T., Mubaiwa, J. & Manditsera, F. (2015). *Eucalyptus grandis* and *Tagetes minuta* leaf powders effectively protect stored maize against *Sitophilus zeamais* without affecting grain organoleptic properties. *African Journal of Agricultural Research*, *10*(2), 49–57. https://doi.org/10.5897/ajar2014.8711

Mutebi, J.-P., Crabtree, M. B., Kading, R. C., Powers, A. M., Lutwama, J. J. & Miller, B. R. (2012). Mosquitoes of Western Uganda. *Journal of Medical Entomology*, *49*(6), 1289–1306.

Mwine, J., Van Damme, P., Kamoga, G., Nasuuna, M., Jumba, F., Kudamba, Nasuuna, M. & Jumba, F. (2011). Ethnobotanical survey of pesticidal plants used in South Uganda: case study of Masaka district. *Journal of Medicinal Plant Research*, *5*(7), 1155–1163.

Nakazawa, N., Hanamura, S., Inoue, E., Nakatsukasa, M. & Nakamura, M. (2013). A leopard ate a chimpanzee: first evidence from East Africa. *Journal of Human Evolution*, *65*(3), 334–337. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.04.003

Naughton-Treves, L. (1998). Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology*, *12*(1), 156–168. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.96346.x

Ndiaye, P. I., Lindshield, S. M., Badji, L., Pacheco, L., Wessling, E. G., Boyer, K. M. & Pruetz, J. D. (2018). Survey of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) outside protected areas in Southeastern Senegal. *African Journal of Wildlife Research*, *48*(1), 0–14. https://doi.org/10.3957/056.048.013007

Nishida, T. (1972). The ant-gathering behaviour by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Mosaic A Journal For The Interdisciplinary Study Of Literature*, *2*, 357–370.

Nishida, T. (1980). Local differences in responses to water among wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, *33*(3), 189–209. https://doi.org/10.1159/000155934

Nishida, T. (1989). A note on the chimpanzee ecology of the Ugalla Area, Tanzania. *Primates*, *30*(1), 129–138. https://doi.org/10.1007/BF02381221

Nishida, T., Wrangham, R. W., Goodall, J. & Uehara, S. (1983). Local differences in plant-feeding habits of chimpanzees between the Mahale Mountains and Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Human Evolution*, *12*(5), 467–480. https://doi.org/10.1016/S0047-2484(83)80142-0

Nissen, H. W. (1931). A field study of the chimpanzee. *Comparative Psychology Monographs*, *8*, 1–22.

Njukang, A. P., Angwafor, T. E., Akwanjoh, S., Lebga, A. K. & Chuo, M. D. (2019). Effects of anthropogenic activities on chimpanzee nest location in the Tofala Hill Wildlife Sanctuary (THWS), South West Region, Cameroon. *International Journal of Forest, Animal and Fisheries Research*, *3*(1), 1–9. https://doi.org/10.22161/ijfaf.3.6.1

Nummelin, M. & Zilihona, I. J. E. (2004). Spatial variation of arthropod communities in virgin and managed sites in the Kibale Forest , western Uganda. *Forest Ecology and Management*, *195*, 107–114. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.044

Nunn, C. L. & Heymann, E. W. (2005). Malaria infection and host behavior: a comparative study of Neotropical primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*, 30–37. https://doi.org/10.1007/s00265-005-0005-z

Oates, J. F. (2006). Is the chimpanzee, *Pan troglodytes*, an endangered species? It depends on what "endangered" means. *Primates*, *47*(1), 102–112. https://doi.org/10.1007/s10329-005-0149-5

Oduro, W. O. (2003). *A comparative study of the toxicity of some plant extracts and some xenobiotic pesticides towards selected insect species: laboratory bioassays and field validation*.

Ogawa, H., Idani, G., Moore, J., Pintea, L. & Hernandez-Aguilar, R. A. (2007). Sleeping parties and nest distribution of chimpanzees in the savanna woodland, Ugalla, Tanzania. *International Journal of Primatology*, *28*, 1397–1412. https://doi.org/10.1007/s10764-007-9210-0

Ogawa, H., Moore, J. & Kamenya, S. (2006). Chimpanzees in the Ntakata and Kakungu areas, Tanzania. *Primate Conservation*, *21*, 97–101. https://doi.org/10.1525/9780520330320-005

Ogawa, H., Yoshikawa, M. & Idani, G. (2014). Sleeping site selection by savanna

chimpanzees in Ugalla, Tanzania. *Primates*, *55*(2), 269–282. https://doi.org/10.1007/s10329-013-0400-4

Ogunjemite, B. G., Afolayan, T. A. & Agbelusi, E. A. (2005). Habitat structure of chimpanzee community in Ise-Forest Reserve, Ekiti State, South-western Nigeria. *African Journal of Ecology*, *43*, 396–399.

Ombito, J. O., Chi, G. F. & Wansi, J. D. (2021). Ethnomedicinal uses, phytochemistry, and pharmacology of the genus *Vepris* (Rutaceae): a review. *Journal of Ethnopharmacology*, *267*, 113622. https://doi.org/10.1016/j.jep.2020.113622

Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R. & Simons, A. (2009). *Agroforestree Database: a tree reference and selection guide. Version 4*.

Otieno, N. E. & Analo, C. (2012). Local indigenous knowledge about some medicinal plants in and around Kakamega forest in western Kenya. *F1000Research*, *1*(40), 1–16. https://doi.org/10.12688/f1000research.1-40.v1

Pebsworth, P., Krief, S. & Huffman, M. A. (2006). The role of diet in self-medication among chimpanzees in the Sonso and Kanyawara Communities, Uganda. *Primates Of Western Uganda*, 105–133. https://doi.org/10.1007/0-387-33505-6_7

Peckre, L. R., Defolie, C., Kappeler, P. M. & Fichtel, C. (2018). Potential self-medication using millipede secretions in red-fronted lemurs: combining anointment and ingestion for a joint action against gastrointestinal parasites? *Primates*, *59*(5), 483–494. https://doi.org/10.1007/s10329-018-0674-7

Pedersen, A. B., Altizer, S., Poss, M., Cunningham, A. A. & Nunn, C. L. (2005). Patterns of host specificity and transmission among parasites of wild primates. *International Journal for Parasitology*, *35*(6), 647–657. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.01.005

Pérez, J. E., Maldonado, H., Reyes, Ú., Ogusuku, E. & Bauer, I. (2006). *Genipa americana* L. (Rubiaceae), a tropical plant with sandfly repelling properties. *Revista Peruana de Entomología*, *45*(1), 111–113.

Petit, C., Hossaert-McKey, M., Perret, P., Blondel, J. & Lambrechts, M. M. (2002). Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecology Letters*, *5*, 585–589.

Petre, C. A., Huynen, M.-C. & Beudels-Jamar, R. (2007). First assessment of chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) density and bedding behviour in the Pongara National park, Gabon. *Pan Africa News*, *14*(2), 22–27. http://hdl.handle.net/2433/143482

Plumptre, A. J. & Reynolds, V. (1996). Censusing chimpanzees in the Budongo forest, Uganda. *International Journal of Primatology*, *17*(1), 85–99.

Plumptre, A. J. & Reynolds, V. (1997). Nesting behavior of chimpanzees: implications for censuses. *International Journal of Primatology*, *18*(4), 475–485.

Pontzer, H. & Wrangham, R. W. (2006). Ontogeny of ranging in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, *27*(1), 295–309. https://doi.org/10.1007/s10764-005-9011-2

Poulsen, J. R. & Clark, C. J. (2004). Densities, distributions, and seasonal movements of gorillas and chimpanzees in swamp forest in Northern Congo. *International Journal of Primatology*, *25*(2), 285–306.

Pouydebat, E., Reghem, E., Borel, A. & Gorce, P. (2011). Diversity of grip in adults and young humans and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioural Brain Research*, *218*(1), 21–28. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.021

Provost, M. W. (1973). Mosquito flight and night relative humidity in Florida. *Florida Scientist*, *36*(2), 217–225.

Pruetz, J. D. (2018). Nocturnal behavior by a diurnal ape, the West African chimpanzee (*Pan troglodytes verus*), in a savanna environment at Fongoli, Senegal. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(3), 541–548. https://doi.org/10.1002/ajpa.23434

Pruetz, J. D., Fulton, S. J., Marchant, L. F., McGrew, W. C., Schiel, M. & Waller, M. (2008). Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Southeastern Senegal. *American Journal of Primatology*, *70*, 393–401. https://doi.org/10.1002/ajp.20508

Pruetz, J. D., Marchant, L. F., Arno, J. & McGrew, W. C. (2002). Survey of savanna chimpanzees (Pan troglodytes verus) in southeastern Sénégal. *American Journal of Primatology*, *58*(1), 35–43. https://doi.org/10.1002/ajp.10035

Prugnolle, F., Durand, P., Neel, C., Ollomo, B., Ayala, F. J., Arnathau, C., Etienne, L., Mpoudi-Ngole, E., Nkoghe, D., Leroy, E., Delaporte, E., Peeters, M. & Renaud, F. (2010). African great apes are natural hosts of multiple related malaria species, including *Plasmodium falciparum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(4), 1458–1463. https://doi.org/10.1073/pnas.0914440107

Queen, J. P., Quinn, G. P. & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists* (Cambridge).

Rawlins, S. C. (1998). Spatial distribution of insecticide resistance in caribbean populations of Aeries aegypti and its significance. *Revista Panamericana de Salud Publica/Pan American Journal of Public Health*, *4*(4), 243–251. https://doi.org/10.1590/s1020-49891998001000004

Reiter, P. (2001). Climate change and mosquito-borne disease. *Environmental Health Perspectives*, *109*(Suppl 1), 141–161.

Reynolds, V. (1965). Chimpanzees of the Budongo forest. In *Primate behavior: Field studies of monkeys and apes* (pp. 368–424).

Rich, S. M., Licht, M. C., Hudson, R. R. & Ayala, F. J. (1998). Malaria's eve: evidence of a recent population bottleneck throughout the world populations of *Plasmodium falciparum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*(8), 4425–4430. https://doi.org/10.1073/pnas.95.8.4425

Rodriguez, E. & Wrangham, R. W. (1993). Zoopharmacognosy: the use of medicinal plants by animals. In K. R. Downum, J. T. Romeo & H. A. Stafford (Eds.), *Phytochemical Potential of Tropical Plants. Recent Advances in Phytochemistry, vol 27* (Springer, pp. 91–120). https://doi.org/10.1007/978-1-349-01048-6_4

Rowley, I. (1969). The use of mud in nest-building - a review of the incidence and taxonomic importance. *Ostrich*, *40*(S1), 139–148. https://doi.org/10.1080/00306525.1969.9639116

Rubio-Palis, Y. (1992). Influence of moonlight on light trap catches of the malaria vector *Anopheles nuneztovari* in Venezuela. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *8*(2), 178–180.

Rudran, R. (1978). Intergroup dietary comparisons and folivorous tendencies of two groups of blue monkeys (Cercopithecus mitis stuhlmanni). In *In The ecology of arboreal folivores* (pp. 483–504). Smithsonian Institution Press.

Sabater Pi, J., Veà, J. J. & Serrallonga, J. (1997). Did the first hominids build nests? *Current Anthropology*, *38*(5), 914–916.

Samson, D. R. (2012). The chimpanzee nest quantified: morphology and ecology of arboreal sleeping platforms within the dry habitat site of Toro-Semliki Wildlife Reserve, Uganda. *Primates*, *53*(4), 357–364. https://doi.org/10.1007/s10329-012-0310-x

Samson, D. R. & Hunt, K. D. (2014). Chimpanzees preferentially select sleeping platform construction tree species with biomechanical properties that yield stable, firm, but compliant nests. *PLoS ONE*, *9*(4). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095361

Samson, D. R., Louden, L. A., Gerstner, K., Wylie, S., Lake, B., White, B. J., Nunn, C. L. & Hunt, K. D. (2019). Chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) group sleep and pathogen-vector avoidance : experimental support for the encounter-dilution effect. *International Journal of Primatology*, *40*, 647–659.

Samson, D. R., Muehlenbein, M. P. & Hunt, K. D. (2013). Do chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) exhibit sleep related behaviors that minimize exposure to parasitic arthropods? A preliminary report on the possible anti-vector function of chimpanzee sleeping platforms. *Primates*, *54*(1), 73–80. https://doi.org/10.1007/s10329-012-0329-z

Sanz, C., Morgan, D., Strindberg, S. & Onononga, J. R. (2007). Distinguishing between the nests of sympatric chimpanzees and gorillas. *Journal of Applied Ecology*, *44*, 263–272. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01278.x

Schaller, G. E. (1963). *The mountain gorilla: ecology and behavior.*

Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(2), 103–113. https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00012.x

Schöning, C., Humle, T., Möbius, Y. & McGrew, W. C. (2008). The nature of culture: technological variation in chimpanzee predation on army ants revisited. *Journal of Human Evolution*, *55*(1), 48–59. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.12.002

Sesink Clee, P. R., Abwe, E. E., Ambahe, R. D., Anthony, N. M., Fotso, R., Locatelli, S., Maisels, F., Mitchell, M. W., Morgan, B. J., Pokempner, A. A. & Gonder, M. K. (2015). Chimpanzee population structure in Cameroon and Nigeria is associated with habitat variation that may be lost under climate change. *BMC Evolutionary Biology*, *15*(1), 1–13. https://doi.org/10.1186/s12862-014-0275-z

Sevenet, G. & Andarelli, L. (1956). Les Anophèles de l'Afrique du Nord et du Bassin méditerranéen. In *Encyclopédie Entomologique* (33rd ed., p. 280). Edition Lechevallier.

Shapiro, R. (2012). Prevention of vector transmitted diseases with clove oil insect repellent. *Journal of Pediatric Nursing*, *27*(4), 346–349. https://doi.org/10.1016/j.pedn.2011.03.011

Sheskin, D. J. (2011). *Handbook of parametric and non-parametric statistical procedures* (Fifth). Chapman and Hall/CRC.

Shililu, J., Ghebremeskel, T., Mengistu, S., Fekadu, H., Zerom, M., Mbogo, C., Githure, J., Gu, W., Novak, R. & Beier, J. C. (2003). Distribution of anopheline mosquitoes in Eritrea. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, *69*(3), 295–302.

Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M. & Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, *3*(3), 231–233. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0052

Singh, N., Mishra, A. K., Curtis, C. F. & Sharma, V. P. (1996). Influence of moonlight on light-trap catches of the malaria vector *Anopheles culicifacies* (Diptera: Culicidae) in central India. *Bulletin of Entomological Research*, *86*(4), 475–479. https://doi.org/10.1017/s0007485300035057

Sirianni, G., Mundry, R. & Boesch, C. (2015). When to choose which tool: multidimensional and conditional selection of nut-cracking hammers in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, *100*, 152–165. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.022

Snow, W. F. (1982). Further observations on the vertical distribution of flying mosquitoes (Diptera: Culicidae) in West African savanna. *Bulletin of Entomological Research*, *72*(4), 695–708.

Sousa, J., Casanova, C., Barata, A. V & Sousa, C. (2014). The effect of canopy closure on chimpanzee nest abundance in Lagoas de Cufada National Park, Guinea-Bissau. *Primates*, *55*(2), 283–292. https://doi.org/10.1007/s10329-013-0402-2

Spirhanzlova, P., Fini, J. B., Demeneix, B., Lardy-Fontan, S., Vaslin-Reimann, S., Lalere, B., Guma, N., Tindall, A. & Krief, S. (2019). Composition and endocrine effects of water collected in the Kibale national park in Uganda. *Environmental Pollution*, *251*, 460–468. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.006

Stanczyk, N. M., Mescher, M. C. & De Moraes, C. M. (2017). Effects of malaria infection on

mosquito olfaction and behavior: extrapolating data to the field. *Current Opinion in Insect Science*, *20*, 7–12. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.02.002

Stanford, C. B. & O'Malley, R. C. (2008). Sleeping tree choice by Bwindi chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *70*, 642–649. https://doi.org/10.1002/ajp.20539

Stewart, F. A. (2011a). Brief communication: why sleep in a nest? Empirical testing of the function of simple shelters made by wild chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, *146*(2), 313–318. https://doi.org/10.1002/ajpa.21580

Stewart, F. A. (2011b). *The evolution of shelter: ecology and ethology of chimpanzee nest building* (Issue July). http://www.dspace.cam.ac.uk/handle/1810/241033

Stewart, F. A., Piel, A. K., Azkarate, J. C. & Pruetz, J. D. (2018). Savanna chimpanzees adjust sleeping nest architecture in response to local weather conditions. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(3), 549–562. https://doi.org/10.1002/ajpa.23461

Stewart, F. A. & Pruetz, J. D. (2013). Do chimpanzee nests serve an anti-predatory function? *American Journal of Primatology*, *75*(6), 593–604. https://doi.org/10.1002/ajp.22138

Struhsaker, T. T. (1997). *Ecology of an African rain forest: logging in Kibale and the conflict between conservation and exploitation*. University Press of Florida.

Su, J. C. & Woods, S. A. (2001). Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environmental Entomology*, *30*(2), 400–408.

Suárez-Rodríguez, M., López-Rull, I. & Garcia, C. M. Í. (2013). Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: New ingredients for an old recipe? *Biology Letters*, *9*(1), 10–12. https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0931

Suzuki, A. (1969). An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates*, *10*(2), 103–148. https://doi.org/10.1007/BF01730979

Tabue, R. N., Nem, T., Atangana, J., Bigoga, J. D., Patchoke, S., Tchouine, F., Fodjo, B. Y., Leke, R. G. & Fondjo, E. (2014). *Anopheles ziemanni* a locally important malaria vector in Ndop health district, north west region of Cameroon. *Parasites and Vectors*, *7*(1). https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-262

Tagg, N., McCarthy, M. S., Dieguez, P., Bocksberger, G., Willie, J., Mundry, R., Stewart, F., Arandjelovic, M., Widness, J., Landsmann, A., Agbor, A., Angedakin, S., Ayimisin, A. E., Bessone, M., Brazzola, G., Corogenes, K., Deschner, T., Dilambaka, E., Eno-Nku, M., … Boesch, C. (2018). Nocturnal activity in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence for flexible sleeping patterns and insights into human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *166*(3), 510–529. https://doi.org/10.1002/ajpa.23478

Tagg, N. & Willie, J. (2013). The influence of transect use by local people and reuse of transects for repeated surveys on nesting in Western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla) and Central chimpanzees (Pan troglodytes troglodytes) in Southeast Cameroon. *International Journal of Primatology*, *34*(3), 554–570. https://doi.org/10.1007/s10764-013-9681-0

Tagg, N., Willie, J., Petre, C. A. & Haggis, O. (2013). Ground night nesting in chimpanzees: new insights from central chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in South-East Cameroon. *Folia Primatologica*, *84*(6), 362–383. https://doi.org/10.1159/000353172

Takeshi, F. (2000). <Note> Possible case of predation on a chimpanzee by a leopard in the Petit Loango Reserve, Gabon. *Pan Africa News*, *7*(2), 21–23. https://doi.org/10.5134/143555

Takken, W. & Verhulst, N. O. (2013). Host preferences of blood-feeding mosquitoes. *Annual Review of Entomology*, *58*, 433–453. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153618

Team, R. C. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. https://www.r-project.org/

Thorén, S., Quietzsch, F. & Radespie, U. (2010). Leaf nest use and construction in the golden-

brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*) in the Ankarafantsika National Park. *American Journal of Primatology*, *72*(1), 48–55. https://doi.org/10.1002/ajp.20750

Tsukahara, T. (1993). Lions eat chimpanzees: the first evidence of predation by lions on wild chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *29*(1), 1–11. https://doi.org/10.1002/ajp.1350290102

Turell, M. J. (2012). Members of the *Culex pipiens* complex as vectors of Viruses. *Journal of the American Mosquito Control Association*, *28*(4 SUPPL.), 123–126. https://doi.org/10.2987/8756-971X-28.4.123

Tutin, C. E. G. (1979). Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *6*(1), 29–38. https://doi.org/10.1007/BF00293242

Tutin, C. E. G. & Fernandez, M. (1984). Nationwide census of gorilla (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzee (*Pan t. troglodytes*) populations in Gabon. *American Journal of Primatology*, *6*, 313–336.

Tutin, C. E. G., McGrew, W. C. & Baldwin, P. J. (1983). Social organization of savanna-dwelling chimpanzees, Mt Assirik. *Primates*, *24*(2), 154–173.

Tutin, C. E. G., Parnell, R. J., White, L. J. T. & Fernandez, M. (1995). Nest building by lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon: environmental influences and implications for censusing. *International Journal of Primatology*, *16*(1), 53–76. https://doi.org/10.1007/BF02700153

Uwumarongie, H. O., Onwukaeme, D. N. & Igbe, I. (2018). GC-MS metabolite profiling , antinociceptive and antipyretic activities of methanol stem bark extract of *Tabernaemontana pachysiphon* Stapf. (Apocynaceae). *Journal of Science and Practice of Pharmacy*, *5*(1), 228–230.

van Casteren, A., Sellers, W. I., Thorpe, S. K. S., Coward, S., Crompton, R. H., Myatt, J. P. & Ennos, A. R. (2012). Nest-building orangutans demonstrate engineering know-how to produce safe, comfortable beds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(18), 6873–6877. https://doi.org/10.1073/pnas.1200902109

van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G., Suzuki, A., Utami, S. S. & Merrill, M. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, *299*, 102–106.

Videan, E. N. (2006a). Bed-building in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): the importance of early rearing. *American Journal of Primatology*, *68*(7), 745–751. https://doi.org/10.1002/ajp

Videan, E. N. (2006b). Sleep in captive chimpanzee (Pan troglodytes): the effects of individual and environmental factors on sleep duration and quality. *Behavioural Brain Research*, *169*(2), 187–192. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2005.12.014

Wack, A. N., Holland, C. J., Lopez, J. E. & Schwan, T. G. (2015). Suspected *Lyme borreliosis* in a captive adult chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 423–426.

Walton, G. A. (1960). A tick infesting the nostrils of man. *Nature*, *188*(4756), 1131–1132.

Wanzala, W., Takken, W., Mukabana, W. R., Pala, A. O. & Hassanali, A. (2012). Ethnoknowledge of Bukusu community on livestock tick prevention and control in Bungoma district, western Kenya. *Journal of Ethnopharmacology*, *140*(2), 298–324. https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.01.021

Watts, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, *139*(2), 343–370.

Watts, D. P. & Mitani, J. C. (2001). Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour*, *138*(3), 299–327.

White, F. J. (1993). The last ape. Pygmy chimpanzee behavior and ecology. *International Journal of Primatology*, *14*(6), 939–940. https://doi.org/10.1007/bf02220263

Whiteman, A., Loaiza, J. R., Yee, D. A., Poh, K. C., Watkins, A. S., Lucas, K. J., Rapp, T. J., Kline, L., Ahmed, A., Chen, S., Delmelle, E. & Oguzie, J. U. (2020). Do socioeconomic factors drive *Aedes* mosquito vectors and their arboviral diseases? A systematic review of dengue, chikungunya, yellow fever, and Zika Virus. *One Health*, *11*, 100188. https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2020.100188

Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynoldsk, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W. & Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, *399*, 682–685.

Wikel, S. K. (2018). Tick-host-pathogen systems immunobiology : an interactive trio. *Frontiers in Bioscience*, *23*, 265–283.

Williams, J. M., Pusey, A. E., Carlis, J. V, Farm, B. P. & Goodall, J. (2002). Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. *Animal Behaviour*, *63*(2), 347–360. https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1916

Williamson, E. A. & Macfie, E. J. (2014). 17 Guidelines for best practice in great ape tourism. In A. E. Russon & J. Wallis (Eds.), *Primate Tourism* (pp. 292–310). Cambridge University Press.

Wimberger, P. H. (1984). The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. *The Auk*, *101*(3), 615–618.

Wrangham, R. W. (1995). Relationship of chimpanzee leaf-swallowing to a tapeworm infection. *American Journal of Primatology*, *37*, 297–303.

Wrangham, R. W., Conklin-Brittain, N. Lou & Hunt, K. D. (1998). Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. I. Antifeedants. *International Journal of Primatology*, *19*(6), 949–970. https://doi.org/10.1023/A:1020318102257

Wrangham, R. W. & Goodall, J. (1989). Chimpanzee use of medicinal leaves. In P. G. Marquardt & L. A. Heltne (Eds.), *Understanding chimpanzees* (pp. 22–37). Harvard University Press.

Wrangham, R. W. & Nishida, T. (1983). *Aspilia* spp. Leaves : a puzzle in the feeding behavior of wild chimpanzees. *Primates*, *24*(2), 276–282.

Wrangham, R. W. & Waterman, P. G. (1983). Condensed tannins in fruits eaten by chimpanzees. *Biotropica*, *15*(3), 217–222.

Wu, D. F., Löhrich, T., Sachse, A., Mundry, R., Wittig, R. M., Spencer, S. C., Deschner, T. & Leendertz, F. H. (2018). Seasonal and inter-annual variation of malaria parasite detection in wild chimpanzees. *Malaria Journal*, *17*(1), 38. https://doi.org/10.1186/s12936-018-2187-7

Xu, M., Litaudon, M., Krief, S., Martin, M. T., Kasenene, J., Kiremire, B., Dumontet, V. & Guéritte, F. (2009). Ugandenial A, a new drimane-type sesquiterpenoid from *Warburgia ugandensis*. *Molecules*, *14*(10), 3844–3850. https://doi.org/10.3390/molecules14103844

Yenesew, A. & Dagne, E. (1988). Alkaloids of *Teclea nobilis*. *Phytochemistry*, *27*(2), 651–653.

Yerkes, R. M. & Elder, J. H. (1936). The sexual and reproductive cycles of chimpanzee. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *22*(5), 276–283. https://doi.org/10.1073/pnas.22.5.276

Zuberbühler, K. & Jenny, D. (2002). Leopard predation and primate evolution. *Journal of Human Evolution*, *43*(6), 873–886. https://doi.org/10.1006/jhev.2002.0605

ANNEXES

Article: Chimpanzees nocturnal activities at the interface forests-croplands

PLOS ONE



RESEARCH ARTICLE

Between forest and croplands: Nocturnal behavior in wild chimpanzees of Sebitoli, Kibale National Park, Uganda

Camille Lacroux[1,2,3]*, **Benjamin Robira**[1,4], **Nicole Kane-Maguire**[2], **Nelson Guma**[5], **Sabrina Krief**[1,2]

1 UMR 7206 CNRS/MNHN/P7, Eco-anthropologie, Hommes et Environnements, Museum National d'Histoire Naturelle, Musée de l'Homme, Paris, France, 2 Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project, Fort Portal, Uganda, 3 UMR 7179 CNRS/MNHN, Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 4 CEFE, CNRS, Université Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France, 5 Uganda Wildlife Authority, Kibale, Uganda

* camille.lacroux@mnhn.fr

Citation: Lacroux C, Robira B, Kane-Maguire N, Guma N, Krief S (2022) Between forest and croplands: Nocturnal behavior in wild chimpanzees of Sebitoli, Kibale National Park, Uganda. PLoS ONE 17(5): e0268132. https://doi.org/10.1371/ journal.pone.0268132

Editor: Juan Manuel Pérez-Garcia, Universidad Miguel Hernandez de Elche, SPAIN

Received: June 15, 2021 **Accepted:** April 23, 2022

Published: May 6, 2022

Funding: C.L and S.K researches are supported by the Muséum National d'Histoire Naturelle and the Great Ape Conservation Project which received funds from the Fondation Ensemble, Fondation Nicolas Hulot pour la Nature et l'Homme, Fondation Prince Albert II and the Fonds Français pour l'Environnement Mondial. C.L.received funds for her phD scholarship by La Phocéenne de Cosmétique during the writing of the paper, B.R.was funded by a PhD scholarship from the French Ministry of Higher Education and Research to the Ecole Normale Supe´rieure de Paris and the Ecole Doctorale GAIA, Université de Montpellier and received logistic support from the Musée de l'Homme- Muséum National d'Histoire Naturelle and the CEFE. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

Some animal species have been presumed to be purely diurnal. Yet, they show flexibility in their activity rhythm, and can occasionally be active at night. Recently, it has been suggested that chimpanzees may rarely engage in nocturnal activities in savannah forests, in contrast to the frequent nocturnal feeding of crops observed at Sebitoli, Kibale National Park, Uganda. Here we thus aimed to explore the factors that might trigger such intense nocturnal activity (e.g. harsher weather conditions during daytime, low wild food availability or higher diurnal foraging risk) in this area. We used camera-traps set over 18 km² operating for 15 months. We report activities and group composition from records obtained either within the forest or at the forest interface with maize fields, the unique crop consumed. Maize is an attractive and accessible food source, although actively guarded by farmers, particularly during daytime. Out of the 19 156 clips collected, 1808 recorded chimpanzees. Of these, night recordings accounted for 3.3% of forest location clips, compared to 41.8% in the maize fields. Most nocturnal clips were obtained after hot days, and most often during maize season for field clips. At night within the forest, chimpanzees were travelling around twilight hours, while when at the border of the fields they were foraging on crops mostly after twilight and in smaller parties. These results suggest that chimpanzees change their activity rhythm to access cultivated resources when human presence and surveillance is lower. This survey provides evidence of behavioral plasticity in chimpanzees in response to neighboring human farming activities, and emphasizes the urgent need to work with local communities to mitigate human-wildlife conflict related to crop-feeding.

Key words: anthropized habitat, behavioral flexibility, camera trap, crop feeding, great ape, human-wildlife conflict, nocturnal activities, *Pan troglodytes schweinfurthii.*

Introduction

The distribution of activities over the day is an important facet of animal behavior. Indeed, time itself is a currency that could be optimized, thereby optimizing an individual's fitness. However, active time is often limited to a specific period of the day. As such, most species are assumed to be exclusively diurnal or nocturnal. However almost 8.5% of mammalian species do not fit within this usual dichotomous classification, and instead show variations in their activity time between day and night (mammals [1, 2]; primates [3, 4]). Such species, which can be active both during the day and at night, are termed cathemeral [5]. Among primates, only Malagasy strepsirrhines (*Eulemur fulvus* [6]*; Eulemur macaco* [7, 8]) are classified as such. Yet within the broad spectrum of diurnal species, there is some evidence of crepuscular or occasionally nocturnal activity: either through direct visual observations (*Cercopithecus mitis albogularis* [9]; *Chlorocebus pygerythrus* and *Papio anubis* [10]; *Theropithecus gelada* [11]; *Macaca fuscata yakui* [12]; *Pongo pygmaeus* [13]; *Pan troglo*dytes [14, 15]) or acoustic signals (*Procolobus rufomitratus tephrosceles* and *P. anubis* [9]; *Macaca sylvanus* [16]; *Gorilla beringei* [17]; *Pan troglodytes* [9, 18-21]). As these night observations are rare and considered opportunistic, despite their potential to provide valuable information, these primate species, especially the suborder Haplorhini, have only been studied during the day until now.

In primate species considered diurnal, occasional nocturnal activity is purported to be a response to environmental pressure and constraints. For instance, active time allocation to night periods has been seen as a means to counteract detrimental effect on individuals' fitness due to harsh environmental conditions during daytime (e.g. by avoiding higher temperature during the day [22:23]), due to inter-species resource competition (e.g. by avoiding foraging time overlap with a competitive diurnal species [22]), due to predation risk (e.g. by foraging or moving outside of diurnal predator's active time [12, 24, 25]) or due to food scarcity or lower availability during day time [26-28]. In addition, climate and weather conditions (e.g. temperature, rainfall, humidity and moonlight) can affect primate sleep duration and quality [29, 30].

Changes in human traditional lifestyle may also have been driven by a response to increased proximity between humans and non-human primates [31; for other taxon, e.g. *Ursus arctos* 32], itself the result of human population growth and expansion of anthropised areas. This is best illustrated with the current crisis in palm oil production: large parts of the

Indonesian tropical forest have been logged to allow increased palm cultivation, which has reduced the habitat of orangutans (*Pongo sp.*) and thus affecting their survival [33]. In Africa too, cultivated crops are becoming more widespread, encroaching on forest habitat [34], increasing competition for resources. Crop-feeding may therefore be a by-product of both natural resources becoming less available due to considerable deforestation [35, 36] and the nutritional benefits of cultivated foods. These foods are more palatable and easily accessible for primates [37, 38] through increased proximity and thereby familiar [39-41]. However, during daylight those resources are usually actively protected by farmers, sometimes leading to death or severe injuries for the primates [42]. Thus, primates appear to show some behavioral adaptations, such as crop foraging at specific hours when farmers reduced their vigilance against wildlife incursions (*P. troglodytes* [14]; *Macaca maura* [43]). In Kibale National Park, Uganda, primates are thought to be responsible for over 71% of crop damage [44, 45]. Nonetheless, the difficulty of directly detecting these foraging events means that, in many cases, crop damage is sometimes misattributed to other species. In the end, the actual impact of crop foraging by a given species is therefore almost always under or overestimated [46].

To compensate the limited direct assessments of the consequence of crop foraging, one can benefit from new technology, such as camera traps which have become a frequently used tool in ecology to survey wildlife day and night at low cost [47]. This recent development has opened new avenues of research, providing a time saving and easy way for indirect monitoring, revolutionizing our understanding of nocturnal activities. Indeed, camera-traps have helped to provide reliable data on crop-feeding events even at night [14]. In addition, they allow the study of elusive animals [48, 49], to document rare-case occurring patterns (e.g. extraction of honey from underground bee nests by wild chimpanzees (*P. troglodytes*) [50-52]), ands to carry-on broad and intensive non-invasive sampling (e.g. in chimpanzees [53, 54]). For terrestrial primates specifically, it is also a mean to study non-habituated groups [55], and minimize zoonoses [56-58] meanwhile limiting poaching exposure by minimizing habituation to human presence [59]. Recently, a study using compiled data obtained via camera trapping at 22 sites in Africa confirmed the existence of nocturnal activity in chimpanzees across savannah and forested sites, at a low but non-null rate (0.14% – 9.58% of the recorded videos according to sites due to different sampling effort and openness of the habitat). Nocturnal activity was more likely at locations with lower levels of human activity, higher average daily temperature the previous day, and/or with a larger percentage of forest composing the habitat [15]. Nocturnal events in the forest were carried out by different individuals, with immatures individuals being the most present, followed by lone adult males [15]. Previously, Krief et al. [14] documented

for the first time frequent nocturnal activities of chimpanzees living in a home range bordered by cultivated fields in Sebitoli, in the northern part of Kibale National Park in Uganda. Such results contrast with Tagg et al.'s study [15]. In Sebitoli, chimpanzee nocturnal activity appears paradoxically linked to human presence (i.e farming activity). In addition, active chimpanzees were male and female of all ages. However, Krief et al's study period was short and the survey focused on a single maize plantation.

To clarify this preliminary result, we conducted a follow-up study on an extended time period in Sebitoli. We monitored the nocturnal activity of this chimpanzee community over a larger part of their home range using up to 16 camera-trap set-ups over 18 km² during 15 months. Camera-traps were located both inside and at the forest edge, in order to compare data from other sites and to explore the influence of anthropisation of the forest edge [15]. In the case where frequent nocturnal activities of chimpanzees have been confirmed inside and at edge of the forest, we aimed to understand whether environmental conditions might have driven such a change in lifestyle in both locations, and which individuals are more likely to be involved. We therefore formulated the following (but not mutually exclusive) hypotheses, following previous studies [14, 15]:

1) Harsh meteorological conditions reduction strategy

Nocturnal activities may be more likely when harsh conditions (high temperature or heavy rains) occurred during the previous day, having reduced the opportunity to practice any activity during the day. We hypothesized that chimpanzees may delay their activities until evening or night in order to face tempered conditions, such as cooler temperatures, and thus avoid physiological stress.

2) Human avoidance strategy

i. Nocturnal activities may be a result of risk associated with and thus avoidance of humans. In Sebitoli, the main life-or-death risk faced by immature and adult chimpanzees is humans (farmers and poachers). Farmers are working in their field and actively guarding them during the day, chasing wildlife detected in, or near the fields, sometimes with spears. However, they usually do not patrol more than once or twice during the night when they are mainly vigilant for elephant (*Loxodonta sp.*) incursion. As such, we predicted that the categories of chimpanzees engaging in nocturnal behaviors will differ in activity and according to the location. Adult males may engage more in dangerous nocturnal activities in crop fields. On the other hand, we expected adult females with infants and juveniles to be less engaged in nocturnal activities in the fields, likewise for other vulnerable individuals such as those with physical

ailments/mutilations. Furthermore, group size could be smaller when entering the gardens as a strategy to be less easily spotted by humans [46].

ii. Light levels might also be a factor shaping nocturnal activity rate. Preliminary results of the first study relating to this community seemed to indicate that chimpanzees could favor moonless nights, potentially to decrease the risk of being seen by farmers [14] and in accordance with lunar phobia seen in other cathemeral mammals [3]. Indeed, human vision is more suited for light condition, and farmers or guards in Sebitoli are not affluent (Krief, personal communication) and do not often have the financial means to be equipped with light torches. Such a hypothesis might be valid in a crop context where the habitat is open, whereas one can consider moon illumination as a facilitating condition for navigation would hold particularly in a dense habitat such as forest context, where visual abilities are already greatly impeded [60]. Thus, we predicted that the impact of moonlight would differ depending on chimpanzees location, with higher nocturnal activity in forest during bright night and higher nocturnal activity in fields during dim and waning moonlight.

3) Complement dietary requirements strategy

i. Tropical forests have traditionally been considered permanently food-rich environments [61]. Botanical investigations however revealed a more nuanced picture: for most species, trees fruit in bursts, either sub-annually or pluri-annually [62, 63] creating seasonal and inter-annual fluctuations in fruit quantity. As such, food quantity alternates from scarce to plentiful for frugivorous dominant species, such as chimpanzees in Kibale [64]. In Kibale forest (Kanyawara and Ngogo research sites) for instance, fruit availability reaches a maximum after the first wet season ends, while it is at its lowest in the preceding months, with fruiting tree density about six times lower than during peak fruiting [62]. Such seasonal low availability of wild sources of energy food in the forest may result in night feeding of highly energetic resources, as chimpanzees fail to meet their food requirement during the day. Hence, we predicted that low wild fruit availability would trigger increased night activities in both forest and crop fields.

ii. The presence of a highly nutritious food items represented by maize crops could be a strong motivation for chimpanzees to forage at night. We predicted that the presence of maize would increase nocturnal activity within the forest, as chimpanzees will travel to reach the fields if they nested far from the park edge. In parallel, we predicted that nocturnal activity in the fields would increase during the maize season.

To test these predictions, we analyzed the 1 808 clips containing chimpanzees recorded over the time period. We described chimpanzee behavior, party composition, and timing of nocturnal activity. Next, we tested correlative patterns between the probability of nocturnal activity and a set of environmental predictors (temperature, rainfall, moon illumination and food availability) using a linear modelling approach [65] separately for each habitat type (forest or cultivated fields). Overall, by providing a detailed picture of nocturnal behaviors in chimpanzees, we finally hope to contribute to a better understanding of changes to chimpanzee ecology arising from habitat modification.

Material and methods

Field site

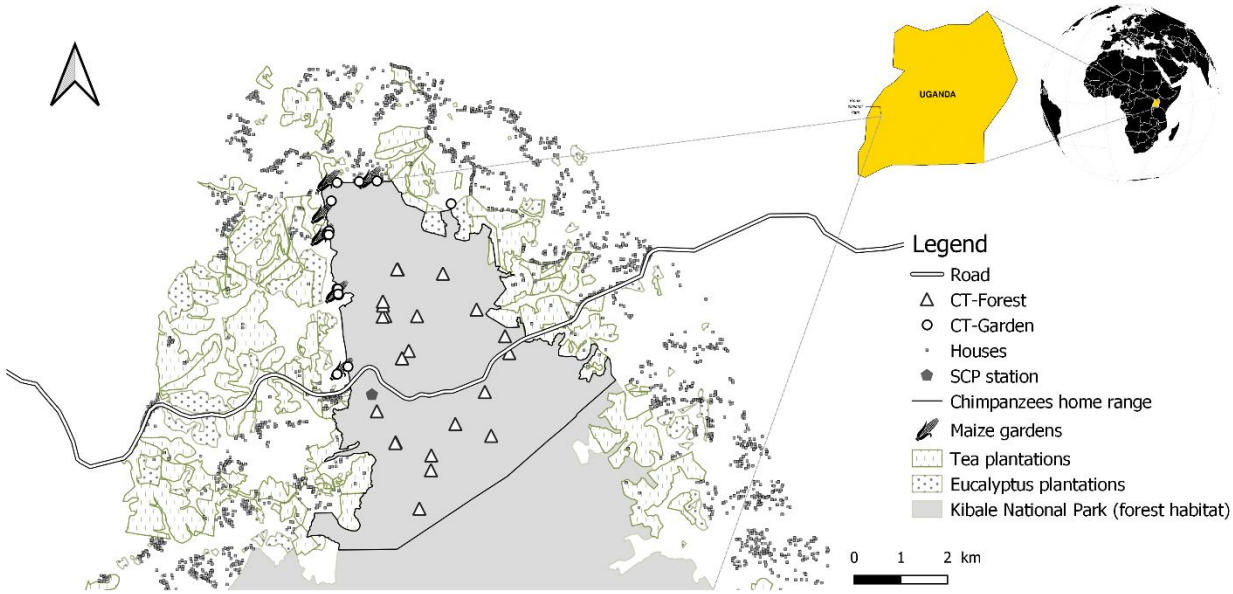
Sebitoli chimpanzees home range is located in the North part of Kibale National Park (KNP), Western Uganda (KNP: 795 km², 0°13'-0°41'N and 30°19'-30°32'E [66]; Figure 1). The park is a medium-altitude moist tropical forest that is described as a biodiversity hotspot [67]. The climate of this equatorial zone is typical of rainforest areas, with two rainy and two dry seasons [62]. In the Northern part of the park, the forest border is surrounded by numerous agricultural plots such as small-scale farms with food crops (72%), tea (24%) and eucalyptus plantations (4%) [68]. The forest itself is composed of regenerating forest (35%), degraded forest (35%), followed by mature forest (14%), terrestrial herbaceous vegetation (14%) and patchy shrub/wetland vegetation (1%) [69]. A tarmac road with heavy traffic divides the community's home-range into two parts: "Sebitoli North" and "Sebitoli South" [70, 71]. A trail system consisting of 120 km of transects directed north-south and east-west was created to facilitate movements of our teams. Chimpanzees also frequently use these trails.

Chimpanzee community

Since 2009, the Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) team has been monitoring the chimpanzee community of the Eastern subspecies (*P. troglodytes schweinfurthii*) on a daily basis, which numbers around 80 individuals, 66 of which have been identified by habituation. Nevertheless, some individuals are still in the process of habituation. Crop fields are only present in the western and northern parts of Sebitoli North (Fig 1). In "Sebitoli South" (East and West) and in the eastern part of "Sebitoli North", the fields bordering the forest were mainly composed of tea gardens at the time of the study, which are not consumed by chimpanzees.

Sebitoli chimpanzees exhibited a high level of limb anomalies almost certainly caused by wire snares [71]. Using camera traps, we recognised 62 individuals (94% of identified individuals) including 13 adult males (over 15 years), 23 adult females (over 15 years), 17 immature individuals (juveniles from 3 to 9.9 years and sub-adults from 10 to 14.9 years) and 9 infants (under 3 years and dependent of their mother) [72]. In the following analyses, the 9 females with clinging infants and the 6 mutilated individuals (2 adult males, 2 adult females and 2 immatures) were classified as "vulnerable" (less likely to respond as fast to a danger because of the infant or the injured leg or arm) and thus excluded from their age-sex categories.

Fig 1. Map of Sebitoli chimpanzee forest home range and surrounding cultivated fields, Kibale National Park (KNP), Uganda.



Republished from [73] under a CC BY license, with permission from Revue Francophone de Primatologie, original copyright 2012.

Data collection

Camera trap and chimpanzee behavior. Camera traps (CT) were set from the 3rd January 2017 to the 6th April 2018 within the home range of Sebitoli chimpanzees (forest) and at its border with cultivated fields of maize (henceforth fields). Camera traps consisted of HD Reconyx XR-6 Ultrafire™ (30s-long, 4s delay, sensed up to 21m) and Bushnell Trophy Cam HD Max™ (60s-long, 5s delay, sensed up to 18m) with a day/night auto sensor and sound recordings. The cameras were not placed randomly but with the objective of maximizing the probability of capturing images of chimpanzees from head to toe in order to identify them. Any information such as a missing ear, finger or toe can help in identification. The cameras were therefore placed 1 m above the ground and at least 1 m from an open area where our field teams,

who followed them on a daily basis, estimated that they would pass. In the forest, CTs were set up on junctions of open trails frequently used according to long term data regarding the core area. At the edge between the forest and the maize fields, CTs were set up when chimpanzees were reported by farmers or by our team, who on a weekly basis surveyed for footprints, food remains (eaten corns as well as wadges of stems) and/or feces. They were positioned in different fields, so we assumed the clips to be independent as they do not show the same crop visiting event. Due to logistical challenges and technical issues (e.g. camera traps damaged by elephants or poachers; memory reaching full capacity), the entire study-period was not covered for some camera traps. In the forest, 14 378 relevant clips, obtained by on average 9 camera traps per day (min=3, max=13), spanning 448 days with functional camera traps, that is 4002 trap days, were analyzed. In the maize fields, 4 778 relevant clips obtained by on average 3 camera traps per day (min=1, max=4), spanning 197 days with functional camera traps, that is 607 trap days, were analyzed. Among them, only a part was triggered by chimpanzee presence (see Results).
For each clip, we identify all animal species observed, the respective number of individuals, sex, age class, identity whenever possible. For all the individuals, we also recorded all occurrences of the following behaviors: travelling, sitting, standing, resting, grooming, feeding on wild food and cropfeeding. We summarized it in ethogram available in Supplementary Material (Fig S1). The longest activity of an individual or the most frequent activity among several individuals was considered to determine the main activity for a given clip.
Food availability. To estimate wild food availability, we used monthly phenological surveys collected during the study period. These included 373 trees of 39 species along 10 trails of 500 m located within the chimpanzee home range. We calculated a food availability index (FAI) by quantifying fruit abundance per month, using a 'percent basal area fruiting/ha' method [see 69]. Finally, to determine the presence of maize, a team patrolled at the edge of the chimpanzees' home range and made weekly estimates of the maize maturity.

Data analysis

Two viewings of each clip (one by SCP field assistant dedicated to CT project and one by CL) were performed (S2 Fig). Clips were considered non-independent if they were recorded less than 15 minutes apart: they formed one "event" [15]. We estimated the party size by compiling the number of different identified individuals seen across all clips of a same event. Then, we obtained the number of chimpanzee occurrences by adding the party size estimated for each event. To each event, we associated to the given date the following descriptive

variables: 1) time of *sunset*, *sunrise* and civil *twilights* -defined as the period before the sun reaches 6° under horizon when human eye clearly distinguishes terrestrial objects- (using the web tool https://www.timeanddate.com/sun/). We defined true night as the period of time occurred between sunset and sunrise, it was split into 4 phases (see legend Fig 2, following [15] classification), 2) the *moon illumination* (the measure of the incident moon light illuminating a surface (using the U.S Navy web tool http://aa.usno.navy.mil/data/index.php) 3) the *FAI* per day which was linearly extrapolated from the monthly value 4) the presence of *maize* crops in the fields 5) the mean *temperature* from the previous day (Chapman, personal communication) 6) the *rainfall* from the previous day in Kibale National Park (Chapman, personal communication) (S3 Fig).

Statistical analyses

In order to investigate whether environmental, risk avoidance or food constraints influenced chimpanzee nocturnal behavior (hypotheses 1, 2 and 3 respectively, see Introduction), we analyzed the joint effect of variables describing these constraints on the probability of observing nocturnal activity in the forest and in the fields separately (over 448 nights for the forest model and 197 nights for the garden model). As such, we used a generalized linear model approach (GLM) [74, 75], with binomial structure and a logit link error function [75] since the output variable was whether we observed nocturnal behavior on a given night. To control for sampling effort, we integrated the number of camera trap active at the observation data as an offset variable in the model. In order to test for the harsh conditions reduction strategy hypothesis (hypothesis 1), we included as explanatory variables, rainfall intensity (total mm of rain) and mean daytime temperature (in Celsius) of the day preceding the night as tested predictors. In order to test for the human avoidance strategy hypothesis (hypothesis 2), we included the moon illumination of the night of interest as a supplementary tested predictor since this variable might represent perceptibility. In order to test the food-complementation strategy hypothesis (hypothesis 3), we included the FAI per day for the period corresponding to the night of interest, as a tested predictor. For the presence of maize (binary variable, “yes” or “no”), it was only integrated into the forest model, as chimpanzee’ visits to the fields only happened when maize crops were present. Furthermore, we considered that foraging strategy in a given environment depends simultaneously on food availability and human risk. Hence, we put initially the variables moon illumination and FAI in interaction. Similarly, as we expected raid frequency to be related to environmental conditions, e.g by increasing concurrent with severity

of conditions, we initially interacted maize presence with temperature and rainfall for the forest model.

To allow comparison among estimates, all continuous variables were scaled to a mean of 0 and a standard deviation of 1 (i.e. z-transformation [76]). Previously, when data were skewed, we applied transformations in order to reach distributions that are more symmetrical. This was notably true for rainfall that was log transformed. However, the variable remained right-queued. As removing extreme (but still reliable) high rainfall values did not substantially change the output, we present results from the entire data. We confirmed there was no major internal correlation issues based on the Variance Inflation Factor (VIF) (max VIF < 2.06 in the forest model and < 1.13 in the field model [77]), using the "vif" function from the "*car*" package [78].

While all models initially included all the above-mentioned interactions, we presented the latest version of the models with only the significant interactions.

We assessed the joint effect of variables by comparing the *full* model, including the tested predictors as well as the control variables, to the null model, including only control variables or a constant if none [79], using a likelihood-ratio test (R-function "anova" set to "Chisq" [75]). In case this comparison was significant, we then tested for the singular effect of each variable by comparing the *full* model deviance and the deviance of a *reduced* model [79] excluding the variable of interest one at a time, using "drop1" function [80]. In order to account for multiple testing downside, we maintained the false discovery rate to the nominal value of 0.05 using Benjamini and Liu's second procedure [81]. For each model analysis separately, that is considering p-values given by the "drop1" function and the likelihood ratio test between the *full* and *null* model, non-significant interactions were discarded once. We qualify a variable as significant only if it occurred below the corrected threshold following this last procedure.

We visually checked the models' assumption (e.g. homogeneous distribution of residuals vs fitted values), and assessed the models stability using various parameters such as leverage values (forest model: 0.031; fields model: 0.061), the maximum Cook's distance (forest model: 0.079; garden model: 0.088), the maximum Dffits (forest model: 0.569; fields model: 0.801) and the maximum DFBetas (forest model: 0.102; fields model: 0.168). It indicated no obviously influential cases [82] (S4 Fig). Furthermore, overdispersion was not an issue in the forest model (overdispersion test, parameter=1.832, χ^2=809.715, df=442, *p*-value<0.001) or the fields model (overdispersion test, parameter=1.439, χ^2=276.236, df=192, *p*-value<0.001).

All statistical analyses were performed in R software, version 3.3.2 [83].

Ethical guidelines

This research was conducted in the context of the Memorandum of Understanding MNHN/UWA/Makerere University SJ 445-12 following the guidelines of the Uganda Wildlife Authority (UWA).

Results

Active time distribution

Out of the 19 156 relevant clips recorded during the study period, 1 808 (9.4%) clips involved chimpanzees were pooled in 939 events. In the forest, out of the 796 events involving chimpanzees, 36 (4.6%) happened during night time. In parallel, at the edge of the fields, out of 143 chimpanzees events, 57 (39.9%) were recorded at night (Table 1).

Table 1. Number of clips and events recorded in the forest and at the edge of the gardens during day and night. A total of 14 camera-traps were used over 2828 days from 03 January 2017 to 06 April 2018 in Sebitoli area, Kibale National Park, Uganda.

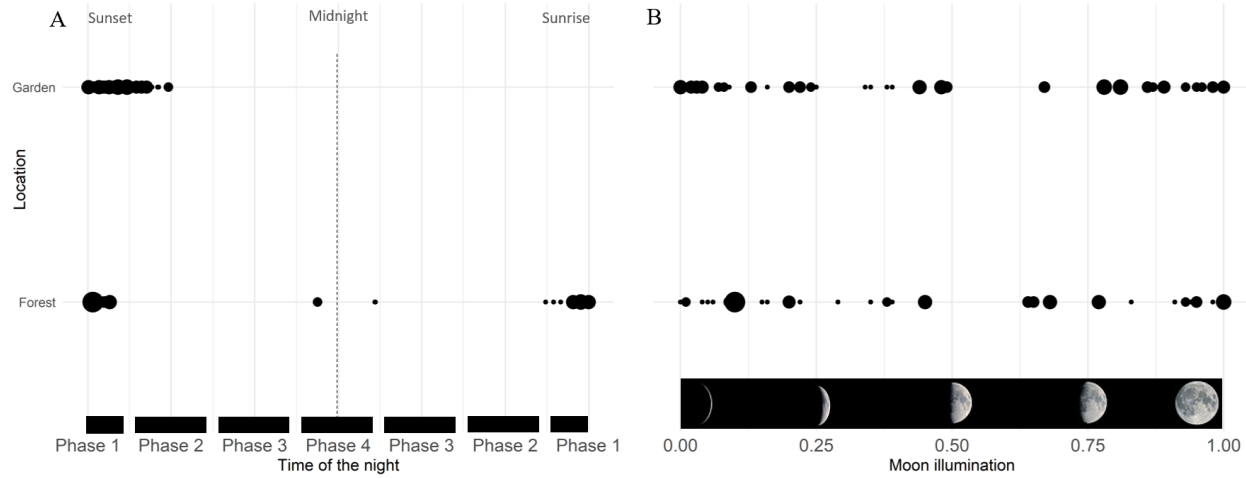
	Camera-trap days [a]	**Number of clips [b]**	**Number of clips including chimpanzees**	**Number of chimpanzees clips during nighttime**	**Number of events [c] with chimpanzees**			
					Total	**Day [d]**	**Twilight [e]**	**True Night [f]**
Forest [g]	2 210	14 378	1 353 (9.4 %)	44 (3.3 %)	796	760 (95.5%)	26 (3.3%)	10 (1.3%)
Fields [h]	618	4 778	455 (9.5 %)	190 (41.8 %)	143	86 (60.1%)	18 (12.6%)	39 (27.3%)

[a] Sampling effort as the number of camera traps active during the recorded period. [b] Videos recorded because of the presence of an animal filtered out non-desired records due to wind in vegetation for instance. [c] A clip or a set of clips captured in which chimpanzees are seen in less than 15min apart from the next one with chimpanzees. [d] Period between sunrise and sunset. [e] Period 30 min before sunrise to sunrise and sunset to 30min after sunset. [f] Period between twilights. [g] Camera traps inside the Forest. [h] Camera traps on the edge of the forest near a maize field.

At the forest-fields edge, nocturnal activity occurred mainly in the early hours of the true night, especially in the phase 2 of the night (i.e. between one and two hours after sunset). No event occurred after 22h and no chimpanzees were detected in the early morning at the edge of the fields (Fig 2A). Inside the forest, nocturnal activities recorded were more frequent in twilight than in true night (26 vs 10 out of 36 events) (Table 1). Most nocturnal activity occurred in the

early morning, within an hour before sunrise. In addition, some nocturnal activities occurred during the deep phase of the night (at 00h38 and at 01h40) (Fig 2A).

Fig 2. Number of chimpanzees observed with camera traps located nearby fields and within the forest of the Kibale National Park, Uganda in Sebitoli area according to the phase of the night (A) or moon illumination (B).



A: To be comparable between fields and forest and times of year, the recording time of the clips was scaled from 0 to 1 based on the time difference from sunset on that day (or the previous day for clips captured after midnight) and night duration (Time of the night = (Tvideo - Tsunset)/night duration). Each dot represents a video with sized by the maximum number of individuals observed, respectively for field or forest habitats. The vertical gray line indicates approximately an hour. Night time was separated into four phases represented by the horizontal black bars at the bottom: phase 1 (1 h after/before sunset/sunrise), phase 2 (within 2 h of twilight); phase 3 (2 h of early morning and late night), phase 4 (2 h around midnight represented by a dotted line). B: Each dot represents a video with and is sized by the maximum number of individuals observed, respectively for field or forest locations. The vertical gray lines indicate the moon illumination, while the bottom illustration depicts their equivalence in "moon phase".

Activity allocation during night time

Locomotion and foraging activities were the most frequent behavior recorded at night. 144 out of 284 (50.7%) recorded behavior occurrences corresponded to travelling and 129 (45.4%) corresponded to foraging- (Table 2). Nocturnal activities were significantly different according to the habitat (χ^2=135.280, df=3, *p*-value<0.001) with "travelling" as the most frequent activity in the forest. 93 out of 99 (93.3%) nocturnal activities were travelling occurrences in the forest and 51 out of 185 (27.6%) in the garden. No feeding activities occurred in the forest while cropfeeding represented129 (69.7%) of behavior occurrences in the garden). In fact, foraging behaviors on wild food was not observed at night in the forest. Foraging behaviors were only observed near fields and were related to maize consumption.

Table 2. Frequency of occurrence of chimpanzee nocturnal activity in function age-class and sex.

Behavior	Number of individuals implicated in nocturnal behavior					
	Adult [a] male	**Adult female with a clinging infant [b]**	**Adult female without clinging infant**	**Immature [c]**	**Unidentifiable [d]**	**Mutilated [e]**
Community composition [f]	11	9*2	12	15		6
Forest	35	12*2	3	21	10	6
Feeding on wild food	0	0	0	0	0	0
Travelling	33	11*2	3	20	10	5
Sitting/standing/resting	1	0	0	0	0	0
Grooming	1	1*2	0	1	0	1
Fields	54	13*2	5	45	21	34
Cropfeeding	34	9*2	5	30	16	26
Travelling	19	4*2	0	13	4	7
Sitting/standing/resting	1	0	0	2	1	1
Grooming	0	0	0	0	0	0

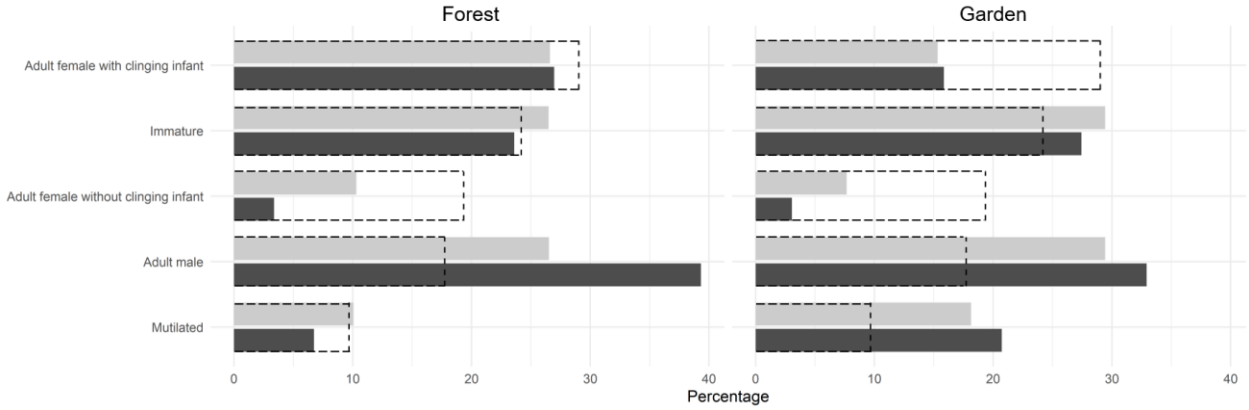
[a] Non-mutilated individual of over 15 years [84]. [b] Mother and infant (under 3 years old) are considered together in this category. [c] Summation of healthy juveniles (from 3 to 9.9 years old) and sub-adults (from 10 to 14.9 years old) [84]. [d] Adult chimpanzees for which the sex could not be identified or individuals not identifiable by age. [e] Mutilated individuals of all ages and classes excluded from the other categories. [f] The community composition was obtained independently of the CT, from direct cumulative observations.

Group size and composition during night events

Party size observed within the forest or at the forest-field interface did not differ between night and day, whether or not we removed those involving only one individual (all t-test had a *p*-value > 0.05, Table 3). However, when distinguishing habitats, there were more lone individuals at night in the forest (chi-square test, χ^2=10.872, df=3, *p*-value=0.012, Table 3). Despite this, events in the fields (day and night combined) included significantly fewer chimpanzees on average than in the forest (t-test, with lone individuals: t=1.737, df=208.75, *p*-value=0.083; without lone individuals: t=2.094, df=140.53, *p*-value=0.038), which suggests considerably lower party-size in the field on average. To determine if a given category, and more particularly vulnerable individuals such as mutilated chimpanzees or females with dependent offspring and immatures, were recorded more often on CT during night event in the gardens to prevent risks of being detected we determined the rate at which each chimpanzee category (see Methods) was seen (Fig 3) and compared it to the community composition (z-test with the Benjamini's False Decovery Rate (FDR) second correction [82], the significance is therefore indicated relative to the new threshold of 0.002 to maintain the FDR at the nominal value of 0.05). On all camera clips, adult males were the most highly encountered category of

individuals, especially at night in the forest compared to their proportion in the community (z-test, χ^2=61.174, df=1, *p*-value<0.001). Immature individuals of both sexes, adult females with clinging infants and mutilated individuals were equivalently seen day and night or in both habitats compared to their proportion in the community (z-tests, all *p*-value>0.002). Interestingly, adult females without clinging infants were less represented in clips compared to their distribution in the community (z-tests, all *p*-value<0.002) with the exception of clips in the forest during daytime (z-test, χ^2=5.265, df=1, *p*-value=0.022).

Fig 3: Ratio of occurrences during nocturnal activity of chimpanzees in function age-class, sex and mutilations according to the daytime and the habitat (the individuals not identified have been excluded).



Bars represent the percentage of occurrences of age-sex classes during day (light gray) and night (dark gray) time. The dotted bars depict the percentage of an age-sex class in the Sebitoli chimpanzees' community. Adults are non-mutilated individuals of over 15 years [84]; infants (under 3 years old) are dependent of their mother and counted together; immatures are healthy juveniles (from 3 to 9.9 years old) and sub-adults (from 10 to 14.9 years old) [84]; mutilated individuals of all age and class excluded from the other categories.

Table 3. Party size and mean group size in function of time condition (day or night) and habitat.

	Event with lone individuals (%)	**Mean party size including lone individuals ± sd***	**Mean party size (excluding events with lone individuals) ± sd***
Forest during daytime	32.11	3.73 ± 3.61	5.03 ± 3.75
Forest during nighttime	58.33	2.56 ± 3.81	4.73 ± 2.93
Fields during daytime	36.05	3.01 ± 3.19	4.15 ± 3.25
Fields during nighttime	33.33	3.25 ± 2.78	4.37 ± 4.03

** Standard deviation*

Environmental factors influencing nocturnal activity

Here we tested using a generalized linear model whether temperature, rainfall, moon illumination and/or food availability (wild and domestic) influenced the probability of capturing

chimpanzee nighttime activity, according to the habitat type (forest or fields) and taking into account the sampling effort represented by the number of active camera traps.

The full model differed significantly from the null model in the forest habitat (χ^2=16.024, df=5, *p*-value=0.007) and at the interface between forest and fields (χ^2=13.159, df=4, *p*-value=0.011). All initially included interactions, whether triple or pairwise, did not have a significant impact on the model response and were therefore removed (Table 4).

Table 4. Results of the GLM on the presence of chimpanzees at night within the forest (model 1) or then the fields surrounding the national park (model 2)

Term	Estimate	Standard deviation (sd)	Lower confidence limit	Higher confidence limit	Degree of freedom (df)	Statistics value (χ^2)	*p*-value
Forest model (n=448 nights)	PresenceForest ~ Temperature.z + Rainfall.log.z + Moon.illumination.z + FAI.z + Maize, offset= NumberCT.z						
Intercept	-3.083	0.285	-3.681	-2.558			
Temperature.z	0.464	0.227	0.020	0.910	1	4.189	0.041 *
Rainfall.log.z	-0.340	0.229	-0.821	0.087	1	2.391	0.122
Moon.illumination.z	-0.046	0.181	-0.407	0.309	1	0.066	0.798
FAI.z	0.098	0.287	-0.477	0.651	1	0.116	0.734
Maize	0.581	0.524	-0.440	1.619	1	1.238	0.266
Fields model (n=197 nights)	PresenceFields ~ Temperature.z + Rainfall.log.z + Moon.illumination.z + FAI.z, offset= NumberCT.z						
Intercept	-2.220	0.244	-2.736	-1.770			
Temperature.z	0.674	0.235	0.225	1.150	1	8.769	0.003 **
Rainfall.log.z	-0.189	0.284	-0.823	0.320	1	0.478	0.489
Moon.illumination.z	-0.077	0.234	-0.544	0.379	1	0.109	0.742
FAI.z	0.253	0.257	-0.281	0.734	1	0.915	0.339

[a] *Not shown because having a limited interpretation. ".z" predictors were z-transformed to a mean of zero and a standard deviation of one. ".log" predicators were log transform. Presence : presence (1) or absence (0) of chimpanzees on all cameras traps per night according to their location (forest vs garden); Moon.illumination: percent of illumination according to the moon phase (0 no moon night to 1 full moon night); Rainfall: the amount of precipitation measured in mm from the day before; Temperature: mean temperature measured in °C from the day before; FAI: index of wild food availability in the forest; maize: presence (1) or absence (0) of maize in the nearby fields.*

Forest model predicators before z-transfromation (mean±sd): Temperature (20.626±1.377), RainfallLog (0.893±1.170), Moon.illumination (0.509±0.351), FAI (1.283±0.483), Number.CT (8.933±2.100)

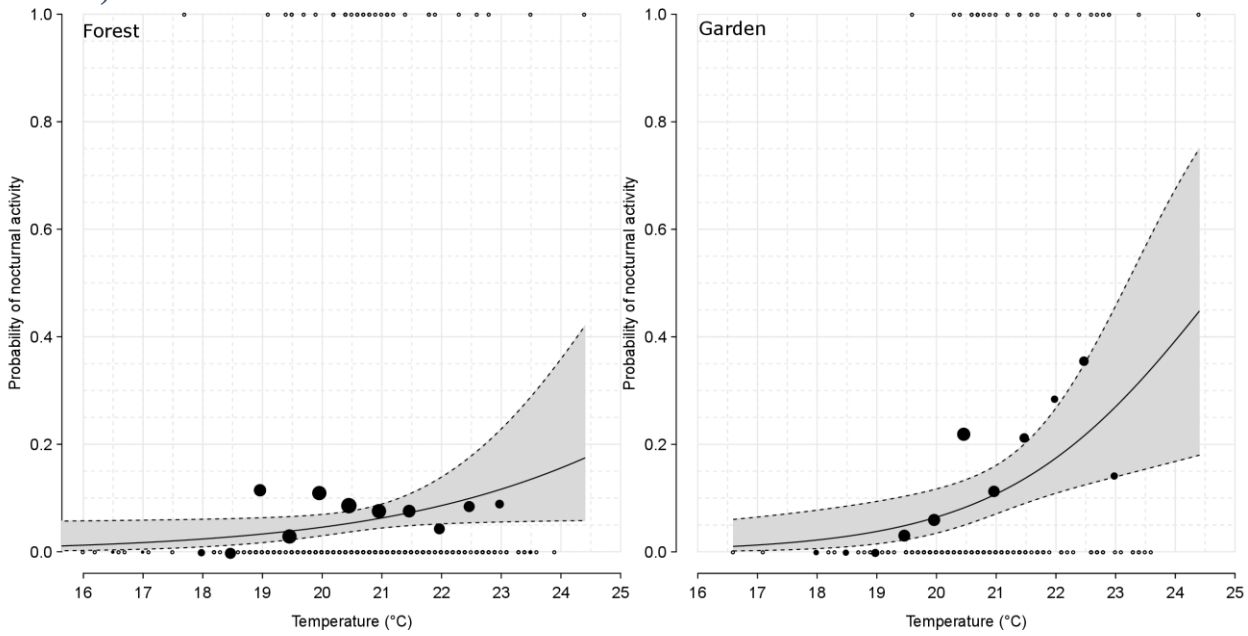
Garden model predicators before z-transfromation (mean±sd): Temperature (20.809±1.204), RainfallLog (0.585±0.982), Moon.illumination (0.496±0.349), FAI (0.949±0.265), Number.CT (3.081±1.120)

Harsh meteorological conditions hypothesis

Nocturnal activities both in the forest and fields were more frequent when daytime temperatures were higher (forest estimate±sd: 0.464±0.227, χ^2=4.189, df=1, *p*-value=0.041; garden

estimate±sd: 0.674±0.235, χ^2=8.769, df=1, *p*-value=0.003) (Table 4 and Fig 4). On the other hand, rainfall during the day had no impact on the probability to detect chimpanzees at night (forest: χ^2=2.391, df=1, *p*-value =0.122, fields: χ^2=0.478, df=1, *p*-value =0.489) (Table 4).

Fig 4: Influence of temperature (°C) on the probability of observing nocturnal activity by camera traps in chimpanzees from Kibale National Park, Uganda according to the habitat (forest or fields).



Left is forest and right is field habitat. Points represent the raw data either under binary form (white points) or averaged (black points). The plain black line depicts the response of the model. It depicts the influence of the temperature while averaging the effects of all other variables. Namely, continuous z-transformed variables were set to 0, while categorical predictor habitat type was dummy coded and z-transformed, and finally also set to 0. The gray polygon indicates the 95% confidence interval, borders are depicted by the black dashed lines.

Human avoidance or inter-species competition

Moon illumination had no influence on chimpanzee's nocturnal activity rate in either the forest or the fields (forest: χ^2=0.066, df=1, *p*-value=0.798, garden: χ^2=0.109, df=1, *p*-value=0.742) (Table 4). Chimpanzees showed nocturnal activities for all possible lunar phases (Fig 2B).

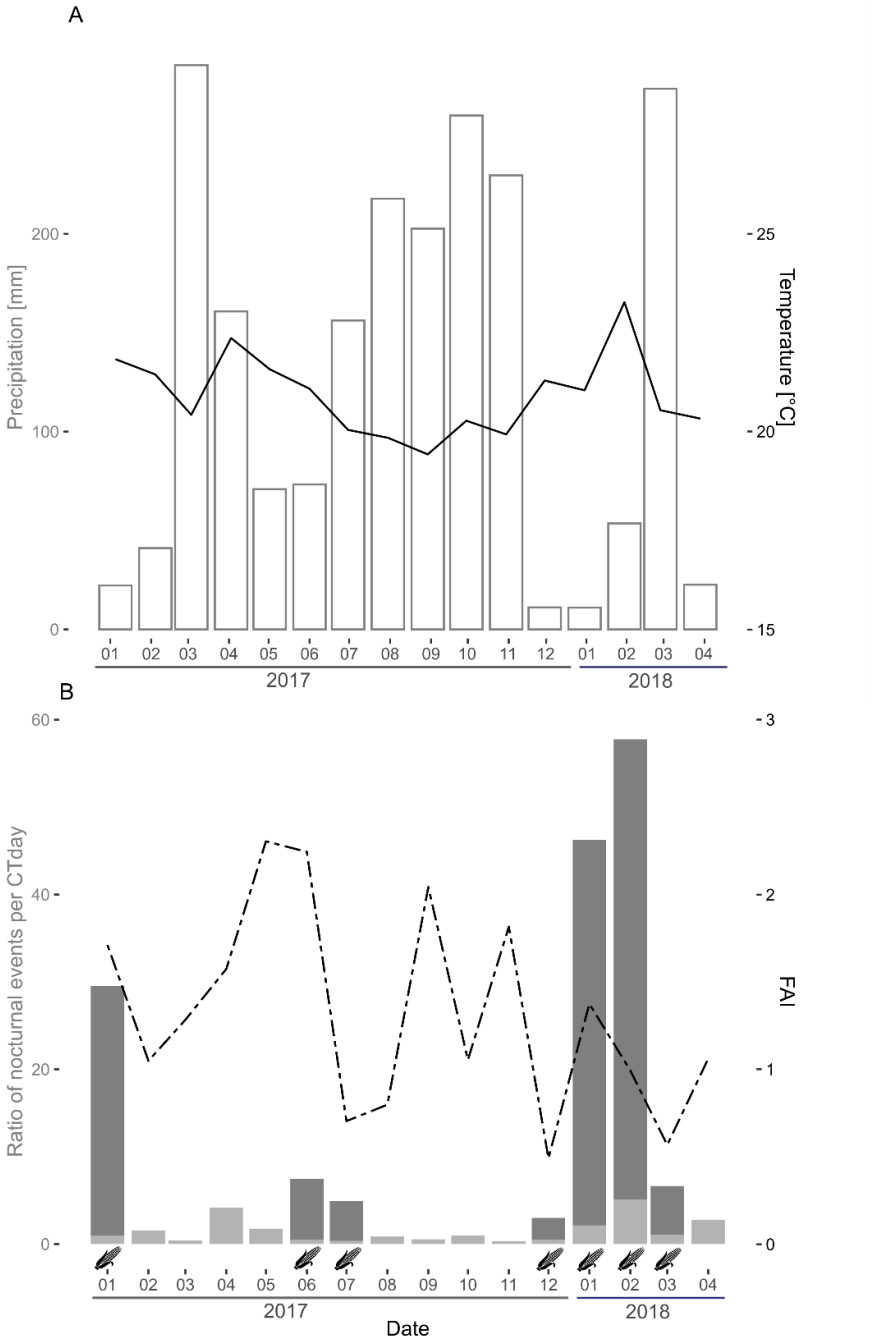
Complement dietary requirements hypothesis

i. The FAI, a proxy for estimating food abundance, varied between 0.49 and 2.30 during the study period (mean±sd=1.28±0.48). It did not significantly improve our model fit and was not correlated with nighttime events (forest: χ^2=0.116, df=1, *p*-value=0.734, fields: χ^2=0.915, df=1, *p*-value=0.339; Table 4 and Fig 5).

ii. Data obtained from SCP patrols on maize availability (7 months out of the 15 of the study period) and chimpanzee presence in the fields showed that they visited the fields only

during the maize season. However, within the forest the presence of maize did not influence the rate of nocturnal activity (χ^2=1.238, df=1, *p*-value=0.266; Table 4).

Fig 5: Monthly representation of meteorological factors, food abundance and nocturnal events of chimpanzees according to the location of the camera trap (forest or garden) in Kibale National Park, Uganda.



A: Bars represent the precipitation in mm per month. The plain black line depicts the mean temperature per month over the study period. B: Bars represent the monthly ratio obtained with the number of nocturnal events by chimpanzees taking into account the sampling effort with trap days (CTDay) according to their location (dark gray represents gardens and light gray

represents forest). The dashed black line depicts the food availability index of ripe fruits (FAI) each month over the study period. The maize pictogram illustrates the monthly presence of maize in fields.

Discussion

Our study aimed to document the nocturnal behavior of wild chimpanzees in the context of a forested ecosystem in a protected area surrounded by agriculture. Among the plantations, maize is a highly nutritious and attractive crop, but farmers actively protect their fields from wildlife incursion during daylight hours. We investigated whether this context may explain the high frequency of nocturnal activity observed in a preliminary study in this particular location [14] compared to surveys conducted in 22 other sites [15] where nocturnal activities were less frequent. Our data collection spanned 15 consecutive months, using camera-traps set up within the core area and at the forest-maize fields interface. The data showed that the proportion of nocturnal activity within the forest zone (3.30%) was within the range of that observed in other sites also using camera traps (1.80% the mean of 22 African sites [15]. However, when examining the camera traps set at the forest-field edge, we discovered a very high proportion of nocturnal activity (41.80%), raising the total proportion of nocturnal occurrences within and at the edge of the Sebitoli's home range to 12.90%, the highest proportion ever recorded in the chimpanzee sites studied (9.58% was the highest frequency in Kayan, Senegal [15]). Our results partially validated some initial predictions: 1) the harsh meteorological conditions reduction strategy where more nocturnal activity in forest and garden occurred after hot days but not after heavy rainfalls, 2) the human avoidance strategy where smaller groups entered the garden at night but nocturnal activity overall was not related to moon illumination but 3) the complement dietary requirements strategy was not confirmed as nocturnal activities in the forest was not correlated to the presence of maize, and nocturnal activities in both locations were not correlated with the wild fruit availability.

Primate sleep patterns are highly variable across species, and might be the result of compromises between necessary good sleep quality and favorable foraging conditions, for instance with reduced predation risk or clement environmental conditions [85, 86]. At night, the main activity happened at the beginning of the night, this activity being feeding on maize crops, a high calorific resource at the edge of the forest [14]. This resource is not easily accessible during the day without risk to life, due to farmers actively protecting their fields. This activity pattern was unmatched in the forest. There, chimpanzees mostly travelled around

twilight, presumably to reach their nesting site. For both habitats, we observed that nocturnal behaviors coincided with high day-time temperatures, which has been noted in other chimpanzee communities (Fongoli community in Senegal [24]; 22 communities across Africa [15]) and for other cathemeral species (*Eulemur macao* [7]; *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* [87]; *Eulemur collaris* [88]). However, this propensity for being active at night remained unaffected by rainfall. Although these results closely resemble Taggs et al. [15], they are puzzling since heavy rains inhibits chimpanzee activities during the day as they are reluctant to move on wet ground [89], thus compressing their foraging window. However, the many arboreal supports in this forest can offer protection and the opportunity to move around despite heavy rainfalls. Conversely, the potential stress of low rainfall has been demonstrated in a dry savanna context [90-92] and may also occur in the future for this studied community, but quite unlikely. Indeed, Uganda had experienced a temperature increase of 0.15-0.5°C every decade since 1960 [93, 94], rainfall had decreased by 28% over the last 32 years and the dry season is becoming longer in the Northern part of Kibale National Park [95]. Nonetheless, in this mid-altitude forest crossed by two main rivers, the stress of low rainfall may not be felt by chimpanzees as water sources are present.

Since visibility decreases at night for farmers guarding the fields, primates' nocturnal activity has also been assumed to be a strategy to reduce the risk associated with human interaction. Because they also rely primarily on vision for foraging (e.g illumination intensity ranges between 1 to 85 lux for feeding activity and full-moon nights offer 0.3 lux [96]), the frequency of such nocturnal activity should not be equal across all nights, but positively correlated with moon illumination [14, 18, 19, 25, 97, 98]. Here, contradicting with our predictions, we did not observe a linear variation in the frequency of nocturnal activity in the forest or in the fields, with moon illumination. In deep forest, it is certain that even a full-moon would not facilitate activities such as feeding, which usually requires substantial illumination to be easily performed [96]. In fields, an open habitat, although chimpanzees might benefit more significantly from higher lunar illumination, the lack of variation in nocturnal activity with moon phases could be due to the fact that the main attraction driver is maize maturity, for which there is no reason to correlate with lunar phases. In addition, our data could be biased by the fact that clouds were not taken into account and could have greatly influenced the actual light transmitted to the ground.

Despite the common misconception that the tropical environment is permanently food rich, there are fluctuations in overall food availability [63]. It can result in variation in calorific intakes for some species unless they diversify their diet over time (e.g. in western lowland

gorillas [99]). In the case of chimpanzees, they have generally diversified their diet to the point of incorporating crop foods [35,40] as they have been exposed to agriculture for a significant amount of time (earliest evidence for cultivation in western Uganda reported at 4,800 BP [100]). Chimpanzees following the optimal foraging strategies can switch from one food source to another to maintain their energy balance, and we therefore expected that chimpanzees would rely more on crops when wild fruits are less available [39, 40, 45, 101]. Yet, as in Tweheyo et al. [102], crop-foraging events occurred when plenty of fruits were available. Indeed, the FAI, the index used to estimate availability of fruits, had no impact on the likelihood of chimpanzees foraging maize. If the quantity argument does not seem that significant, it could ultimately be explained by the fact that maize fields are a reliable, more palatable and nutritive food sources [37, 38] since they contain less non-digestible fibers, more protein [103] and are more energy dense [14] while necessitating less handling overall and no climbing when compared to wild food [104]. No matter the availability of such wild food, feeding from these more nutrient-rich crops would still offset the cost associated with foraging in the fields to a much greater extent than, wild food items [105]. In our study, evidence of chimpanzees in the fields only appeared during maize season. More raids happened during the true night, as opposed to the twilight hours, which is consistent with the estimated reduced vigilance of farmers. In addition, reducing the cost associated with foraging can be mitigated not only by better timing incursions to the crop fields, but also by minimizing the travelled distance to access these areas. Given that chimpanzees favor night field raids, and generally sleep in nests that they build at the end of the day [106], we hypothesize that they would actually nest closer to maize gardens. This should explain why we do not witness an increase of nocturnal activity in the forest during the maize season. The decision to sleep a full night or to wake up for nocturnal activity appeared to be a trade-off [107, 108] and can be altered depending upon changing environment, as the opportunity to feed become advantageous at night by avoiding human threats (confirming [14]).

In Sebitoli, the major risk to chimpanzees comes from spears of farmers that may injure them defending their crops if they see them [104], as they are not involved in active hunting and tracking of prey in the forest. This situation can be associated to a predation risk for the chimpanzees. To minimize this risk, grouped individuals can form larger group making it less likely that any given individual will be preyed upon (dilution effect) [109, 110]. However, in the specific case of these raids, having more individuals equates to a greater chance of being spotted by patrolling people [44]. Here, we did observe that in areas where the risk was highest (e.g gardens, day or night), party size was significantly reduced compared to party size in the forest (5 vs 4 individuals without the lone individuals) despite lone individuals were more

frequent in the forest, especially adult males [in accordance with 15]. This may be due to them being more likely to engage in nightly territory patrols [111]. This suggests that small groups of two to three individuals attempted to forage in these crops, particularly males who accounted for 31% of individuals observed in garden whereas they account for less than 18% of community's individuals and are avoided by adult females in general (21% of individuals in garden vs 48% in the community). It has been suggested that it could be a delayed food-for-sex strategy where they showed prowess and enhance affiliative relationships by sharing the crops with females inside the forest [112]. It has also been shown that males occupy a wider range than females [113]. Further investigation has shown that some females who occupy smaller home range away from the peripherical gardens have lower access to them, and this could be the drivers of such a pattern [Couturier et al, in press]. On the other hand, mutilated individuals and immatures were represented according to their distribution in the community and equally during the day and in both habitats. What we therefore assumed to be an increase in their vulnerability, notably to farmers, did not in fact impact on their pattern of space-use or activity, as has been shown for their activities inside the forest. The risk perception may differ across age and/or sex [114].

In conclusion, human activities influence the behavior, the ecology and the sociology of species in many ways [115]. For example, morphological differences and altered life history traits between wild and more urban populations of certain species have been observed [116, 117]. Here, we provide some evidence that behaviors can be impacted as well, based on the day-night foraging pattern of chimpanzees. Behavioral plasticity may in fact buffer habitat disturbances, and might explain why wild chimpanzee populations persist in anthropized environments despite a slow lifecycle [118]. Nonetheless, if we focus here on how wild chimpanzees derive nutritional benefit from human crops, a short-term view presents living in the vicinity of humans as beneficial, however medium to long term views present the downsides of increased exposure to contamination by pathogens from farmers [119] and their livestock, the risks of injury or death by farmers protecting their crops [105]. In addition, in Sebitoli, in the northern part of Kibale National Park, the use of pesticides in the surrounding crops and tea plantations may also have serious consequences for primate health, with numerous possibly related malformations in baboons (*P. anubis*) and chimpanzees [120, 121]. Indeed, 13 pesticides were found in Sebitoli water samples that impact on the hormonal system and are possible endocrine disruptors [120, 122]. Further studies need to investigate the impact on the fertility and development of the Sebitoli community over a longer period. In order to prevent crop

feeding by chimpanzees, farmers could strengthen their vigilance during the night not only for elephant intrusions but also for chimpanzees, and/or develop effective 24-hour deterrence methods. In addition, we recommend rethinking land-use near the forest interface to reconcile wildlife conservation and human development by relocating maize fields and growing unpalatable crops at the park's edge to prevent both economic losses and injuries or kills of endangered species. This survey emphasizes the urgent need to work with local communities on the issue of human-wildlife conflict.

Acknowledgement

We are grateful to the Uganda Wildlife Authority, Uganda National Council for Science and Technology for permission to conduct research at Sebitoli in Kibale NP, Uganda. We offer profound thanks to Jean-Michel Krief, co-director of Great Ape Conservation Project, Nelson Fawoh and John Paul Okimat, the managers, the field assistants of the Sebitoli Chimpanzee Project: Deogratius Kiomuhangi in charge of the phenology data collection, Emmanuel Balinda, Joseph Alinaitwe, Ibrahim Nyakana, Wilson Muzahura, Edward Kalyegira, Nelson Tugume and in particular Robert Asyimwe, Robert Nyakahuma and Daniela Birungi for their precious work with the camera-traps. We thank Clovice Alikonyera, Philip Musinguzi and Charles Twesige for their weekly maize patrols. We thank Sarah Bortolamiol for providing the layers of the map and Chloé Couturier for the compilation of Food Avalaibility Index. Finally, we thank Petra Spirhanzlova for her comments and insights.

Author Contributions

Conceptualization: Sabrina Krief.
Formal analysis: Camille Lacroux, Benjamin Robira.
Funding acquisition: Sabrina Krief.
Investigation: Camille Lacroux, Benjamin Robira.
Methodology: Sabrina Krief.
Project administration: Nelson Guma, Sabrina Krief.
Resources: Sabrina Krief.
Supervision: Sabrina Krief.
Validation: Sabrina Krief.
Visualization: Benjamin Robira.
Writing – original draft: Camille Lacroux.
Writing – review & editing: Benjamin Robira, Nicole Kane-Maguire, Sabrina Krief.

References

1. Bennie JJ, Duffy JP, Inger R, Gaston KJ. Biogeography of time partitioning in mammals. Proc Natl Acad Sci USA. 2014; 111(38):13727–13732. https://doi.org/10.1073/pnas.1216063110 PMID: 25225371
2. Halle S, Stenseth NC. Activity patterns in small mammals: an ecological approach. Springer. 2012; 141.
3. Bearder SK, Nekaris KAI, Curtis DJ. A re-evaluation of the role of vision in the activity and communication of nocturnal primates. Folia Primatol. 2006; 77(1–2):50–71. https://doi.org/10.1159/000089695 PMID: 16415577
4. Curtis DJ, Rasmussen MA. The evolution of cathemerality in primates and other mammals: a comparative and chronoecological approach. Folia Primatol. 2006; 77(1–2):178–193. https://doi.org/10.1159/ 000089703 PMID: 16415585
5. Tattersall I. Cathemeral activity in primates: a definition. Folia Primatol. 1987.
6. Tattersall I. Patterns of activity in the mayotte lemur, *Lemur fulvus mayottensis*. J Mammal. 1979; 60:314–323.
7. Andrews JR, Birkinshaw CR. A comparison between the daytime and night time diet, activity and feeding height of the black lemur, *Eulemur macaco* (primates: Lemuridae), in lokobe forest, Madagascar. Folia Primatol. 1998; 69(Suppl1):175–182.
8. Colquhoun IC. Cathemeral behavior of *Eulemur macaco macaco* at Ambato Massif, Madagascar. Folia Primatol. 1998; 69(Suppl1):22–34.
9. Struhsaker TT. The Red Colobus Monkey. Chicago: Univ; 1975.
10. Isbell LA, Bidner LR, Crofoot MC, Matsumoto-Oda A, Farine DR. GPS-identified, low-level nocturnal activity of vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) and olive baboons (*Papio anubis*) in Laikipia, Kenya. Am J Phys Anthropol. 2017; 164(1):203–211. https://doi.org/10.1002/ajpa.23259 PMID: 28573721
11. Kawai M, Iwamoto T. Nomadism and activities. In: Kawai M(ed) Ecological and sociological studies of gelada baboons. Karger, Basel; 1979. p. 251–278.
12. Nishikawa M, Mochida K. Coprophagy-related interspecific nocturnal interactions between Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) and sika deer (*Cervus nippon yakushimae*). Primates. 2010; 51(2):95–99. https://doi.org/10.1007/s10329-009-0182-x PMID: 20052604
13. MacKinnon J. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). Anim Behav. 1974; 22(1):3–74.
14. Krief S, Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief JM, Masi S. Wild chimpanzees on the edge: nocturnal activities in croplands. PLoS One. 2014; 9(10):e109925. https://doi.org/10.1371/journal.pone. 0109925 PMID: 25338066
15. Tagg N, McCarthy M, Dieguez P, Bocksberger G, Willie J, Mundry R, et al. Nocturnal activity in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence for flexible sleeping patterns and insights into human evolution. Am J Phys Anthropol. 2018; 166(3):510–529. https://doi.org/10.1002/ajpa.23478 PMID: 29989158
16. Hammerschmidt K, Ansorge V, Fischer J, Todt D (1994). Dusk calling in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): demand for social shelter. Am J Primatol. 1994; 32(4):277–289. https://doi.org/10.1002/ajp. 1350320405 PMID: 32070077

17. Schaller GE. The mountain gorilla: ecology and behavior. 1963.
18. Izawa K, Itani J. Chimpanzees in Kasakati Basin. Tanganyika(I): Eco. 1966.
19. van Lawick-Goodall J. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Anim Behav monogr. 1968; 1:161–IN12.
20. Tutin CE, McGrew WC, Baldwin PJ. Responses of wild chimpanzees to potential predators. In Primate behavior and sociobiology. Springer, Berlin, Heidelberg; 1981. p. 136–141.
21. Zamma K. What makes wild chimpanzees wake up at night?. Primates. 2014; 55(1):51–57. https://doi. org/10.1007/s10329-013-0367-1 PMID: 23817693
22. Curtis DJ, Zaramody A, Martin RD. Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. Am J Primatol. 1999; 47(4):279–298. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1999)47:4<279::AID-AJP2>3.0.CO;2-U PMID: 10206207
23. Pruetz JD, Bertolani P. Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) behavioral responses to stresses associated with living in a savanna-mosaic environment: implications for hominin adaptations to open habitats. PaleoAnthropology. 2009; 252.
24. Colquhoun IC. Predation and cathemerality. Folia Primatol. 2006; 77(1–2):143–165. https://doi.org/10.1159/000089701 PMID: 16415583
25. Hill RA. Why be diurnal? Or, why not be cathemeral?. Folia Primatol. 2006; 77(1–2):72–86.
26. Tan CL, Yang Y, Niu K. Into the night: camera traps reveal nocturnal activity in a presumptive diurnal primate, *Rhinopithecus brelichi*. Primates. 2013; 54(1):1–6. https://doi.org/10.1007/s10329-012-03182 PMID: 22843040
27. Engqvist A, Richard A. Diet as a possible determinant of cathemeral activity patterns in primates. Folia Primatol. 1991; 57(3):169–172. https://doi.org/10.1159/000156581 PMID: 1665469
28. Donati G, Baldi N, Morelli V, Ganzhorn JU, Borgognini-Tarli SM. Proximate and ultimate determinants of cathemeral activity in brown lemurs. Anim Behav. 2009; 77(2):317–325.
29. Aquino R, Encarnacio´n F. Characteristics and use of sleeping sites in Aotus (Cebidae: Primates) in the Amazon lowlands of Peru. Am J Primatol. 1986; 11(4):319–331. https://doi.org/10.1002/ajp. 1350110403 PMID: 31979438
30. Videan EN. Bed-building in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): the importance of early rearing. Am J Primatol. 2006; 68(7):745–751. https://doi.org/10.1002/ajp.20265 PMID: 16786520
31. Estrada A, Garber PA, Rylands AB, Roos C, Fernandez-Duque E, Di Fiore A, et al. Impending extinction crisis of the world's primates: why primates matter. Sci Adv. 2017; 3(1):e1600946. https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946 PMID: 28116351
32. Lamb CT, Ford AT, McLellan BN, Proctor MF, Mowat G, Ciarniello L, et al. The ecology of human–carnivore coexistence. Proc Natl Acad Sci. 2020; 117(30):17876–17883. https://doi.org/10.1073/pnas. 1922097117 PMID: 32632004
33. Seaman DJ, Bernard H, Ancrenaz M, Coomes D, Swinfield T, Milodowski DT, et al. Densities of Bornean orang-utans (Pongo pygmaeus morio) in heavily degraded forest and oil palm plantations in Sabah, Borneo. Am J Primatol. 2019; 81(8):e23030. https://doi.org/10.1002/ajp.23030 PMID: 31328289

34. Acheampong EO, Macgregor CJ, Sloan S, Sayer J. Deforestation is driven by agricultural expansion in Ghana's forest reserves. Sci Afr. 2019; 5:e00146.
35. Hiser KL. Crop raiding and conflict: farmers' perceptions of human-wildlife interactions in Hoima district, Uganda. Ph.D. dissertation, Oxford Brookes University. 2012.
36. McLennan MR, Hill CM. Troublesome neighbours: changing attitudes towards chimpanzees (*Pan troglodytes*) in a human-dominated landscape in Uganda. J Nat Conserv. 2012; 20(4):219–227.
37. Campbell-Smith G, Simanjorang HV, Leader-Williams N, Linkie M. Local attitudes and perceptions toward crop-raiding by orangutans (*Pongo abelii*) and other nonhuman primates in northern Sumatra, Indonesia. Am J Primatol. 2010; 72(10):866–876. https://doi.org/10.1002/ajp.20822 PMID: 20301138
38. Seiler N, Robbins MM. Factors influencing ranging on community land and crop raiding by mountain gorillas. Anim Conserv. 2016; 19(2):176–188.
39. Hockings KJ, Anderson JR, Matsuzawa T. Use of wild and cultivated foods by chimpanzees at Bossou, Republic of Guinea: feeding dynamics in a human-influenced environment. Am J Primatol. 2009; 71(8):636–646. https://doi.org/10.1002/ajp.20698 PMID: 19431200
40. McLennan MR. Diet and feeding ecology of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bulindi, Uganda:foraging strategies at the forest–farm interface. Int J Primatol. 2013; 34(3):585–614.
41. McLennan MR, Hockings KJ. Wild chimpanzees show group differences in selection of agricultural crops. Sci Rep. 2014; 4:5956. https://doi.org/10.1038/srep05956 PMID: 25090940
42. Hyeroba D, Apell P, Otali E. Managing a speared alpha male chimpanzee (Pan troglodytes) in Kibale National Park, Uganda. Vet Rec. 2011; 169(25):658–658. https://doi.org/10.1136/vr.d4680 PMID: 21984563
43. Zak AA, Riley EP. Comparing the use of camera traps and farmer reports to study crop feeding behavior of moor macaques (*Macaca maura*). Int J Primatol. 2017; 38(2):224–242.
44. Hill CM. Conflict of interest between people and baboons: crop raiding in Uganda. International journal of primatology. 2000; 21(2):299–315.
45. Naughton-Treves L, Treves A, Chapman C, Wrangham R. Temporal patterns of crop-raiding by primates: linking food availability in croplands and adjacent forest. J Appl Ecol. 1998; 35(4):596–606.
46. Wallace GE. Monkeys in maize: primate crop-raiding behaviour and developing on-farm techniques to mitigate human-wildlife conflict. Ph.D. dissertation, Oxford Brookes University. 2010.
47. O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU. Camera traps in animal ecology: methods and analyses. Springer Science & Business Media; 2010.
48. Sanderson JG, Trolle M. Monitoring elusive mammals: unattended cameras reveal secrets of some of the world's wildest places. Am Sci. 2005; 93(2):148–155.
49. Kelly MJ. Design, evaluate, refine: camera trap studies for elusive species. Anim Conserv. 2008; 11(3):182–184.

50. Estienne V, Mundry R, Ku¨hl HS, Boesch C. Exploitation of underground bee nests by three sympatric consumers in Loango National Park, Gabon. Biotropica. 2017; 49(1):101–109.
51. Estienne V, Stephens C, Boesch C. Extraction of honey from underground bee nests by central African chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in Loango National Park, Gabon: techniques and individual differences. Am J Primatol. 2017; 79(8):e22672. https://doi.org/10.1002/ajp.22672 PMID: 28464365
52. Estienne V, Robira B, Mundry R, Deschner T, Boesch C. Acquisition of a complex extractive technique by the immature chimpanzees of Loango National Park, Gabon. Anim Behav. 2019; 147:61–76.
53. Despre´s-Einspenner ML, Howe EJ, Drapeau P, Ku¨hl HS. An empirical evaluation of camera trapping and spatially explicit capture-recapture models for estimating chimpanzee density. Am J Primatol.2017; 79(7):e22647. https://doi.org/10.1002/ajp.22647 PMID: 28267880
54. Cappelle N, Despre´s-Einspenner ML, Howe EJ, Boesch C, Ku¨hl HS. Validating camera trap distance sampling for chimpanzees. Am J Primatol. 2019; 81(3):e22962. https://doi.org/10.1002/ajp.22962 PMID: 30811079
55. Head JS, Robbins MM, Mundry R, Makaga L, Boesch C. Remote video-camera traps measure habitat use and competitive exclusion among sympatric chimpanzee, gorilla and elephant in Loango National Park, Gabon. J Trop Ecol. 2012; 28(6):571–583.
56. Epstein JH, Price JT. The significant but understudied impact of pathogen transmission from humans to animals. Mt Sinai J Med. 2009; 76(5):448–455. https://doi.org/10.1002/msj.20140 PMID: 19787650
57. Köndgen S, Ku¨hl H, N'Goran PK, Walsh PD, Schenk S, Ernst N, et al. Pandemic human viruses cause decline of endangered great apes. Curr Biol. 2008; 18(4):260–264. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.01.012 PMID: 18222690
58. Woodford MH, Butynski TM, Karesh WB. Habituating the great apes: the disease risks. Oryx. 2002; 36 (2):153–160.
59. Robbins MM, Boesch C. Among African apes: Stories and photos from the field. Univ of California Press; 2011.
60. Pariente G. The role of vision in prosimian behavior. The study of prosimian behavior; 1979. p. 411– 459.
61. Terborgh J. Community aspects of frugivory in tropical forests. In Frugivores and seed dispersal. Springer, Dordrecht; 1986. p. 371–384.
62. Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ, Kennard DK, Zanne AE. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. J Trop Ecol. 1999; 15(2):189–211.
63. Adamescu GS, Plumptre AJ, Abernethy KA, Polansky L, Bush ER, Chapman CA, et al. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. Biotropica. 2018; 50 (3):418–430.
64. Watts DP, Potts KB, Lwanga JS, Mitani JC. Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda, 1. Diet composition and diversity. Am J Primatol. 2012; 74(2):114–129. https://doi.org/10.1002/ajp.21016 PMID: 22109938

65. Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media; 2009.
66. Chapman CA, Lambert JE. Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. Am J Primatol. 2000; 50(3):169–185. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200003)50:3<169::AID-AJP1>3.0.CO;2-P PMID: 10711532
67. Treves A, Mwima P, Plumptre AJ, Isoke S. Camera-trapping forest–woodland wildlife of western Uganda reveals how gregariousness biases estimates of relative abundance and distribution. Biol Conserv. 2010; 143(2):521–528.
68. Bortolamiol S, Krief S, Jiguet F, Palibrk M, Rwaburindore P, Kasenene J, et al. Spatial analysis of natural and anthropogenic factors influencing chimpanzee repartition in Sebitoli (Kibale National Park, Uganda). International cartographic conference proceedings. 2013.
69. Bortolamiol S, Cohen M, Potts K, Pennec F, Rwaburindore P, Kasenene J, et al. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. PloS one. 2014; 9(7):e102177. https://doi.org/10.1371/journal. pone.0102177 PMID: 25033459
70. Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief S. Chimpanzees facing a dangerous situation: a high-traffic asphalted road in the Sebitoli area of Kibale National Park, Uganda. Am J Primatol. 2015; 77(8):890–900. https://doi.org/10.1002/ajp.22417 PMID: 25864720
71. Krief S, Iglesias-Gonzalez A, Appenzeller BMR, Okimat JP, Fini JB, Demeneix B, et al. Road impact in a protected area with rich biodiversity: The case of the Sebitoli road in Kibale National Park, Uganda. Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2020.
72. Cibot M, Krief S, Philippon J, Couchoud P, Seguya A, Pouydebat E. Feeding consequences of hand and foot disability in wild adult chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). Int J Primatol. 2016; 37 (4–5):479–494.
73. Bortolamiol S, Cohen M, Palibrk M, Krief S. La re´partition des chimpanze´s à Sebitoli (Parc National de Kibale, Ouganda): influence des facteurs naturels et anthropiques. Rev. primatol. 2012; 4.
74. McCullagh P, Nelder JA. Generalized Linear Models. 2nd ed. New York: Chapman and Hall; 1989.
75. Dobson AJ, Barnett AG. An introduction to generalized linear models. Chapman and Hall/CRC. 2018.
76. Schielzeth H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. Methods Ecol Evol. 2010; 1(2):103–113.
77. Field A. Discovering statistics using SPSS. London UK: Sage Publications; 2005.
78. Fox J, Weisberg S, Adler D, Bates D, Baud-Bovy G, Ellison S, et al. Package 'car'. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2012.
79. Forstmeier W, Schielzeth H. Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: overestimated effect sizes and the winner's curse. Behav Ecol and Sociobiol. 2011; 65(1):47–55. https://doi.org/10.1007/ s00265-010-1038-5 PMID: 21297852

80. Barr DJ, Levy R, Scheepers C, Tily HJ. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing:keep it maximal. J Mem Lang. 2013; 68(3):255–278. https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001 PMID: 24403724
81. Benjamini Y, Drai D, Elmer G, Kafkafi N, Golani I. Controlling the false discovery rate in behavior genetics research. Behav Brain Res. 2001; 125(1–2):279–284. https://doi.org/10.1016/s0166-4328(01)00297-2 PMID: 11682119
82. Queen JP, Quinn GP, Keough MJ. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press; 2002.
83. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.
84. Altman J. Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge, MA; 1980.
85. Pontzer H, Wrangham RW. Ontogeny of ranging in wild chimpanzees. Int J Primatol. 2006; 27(1):295.
86. Li D, Ren B, Grueter CC, Li B, Li M. Nocturnal sleeping habits of the Yunnan snub-nosed monkey in Xiangguqing, China. Am J Primatol. 2010; 72(12):1092–1099. https://doi.org/10.1002/ajp.20871 PMID: 20665714
87. Overdorff DJ, Rasmussen MA. Determinants of nighttime activity in "diurnal" lemurid primates. In Creatures of the Dark. Springer, Boston, MA; 1995. p. 61–74.
88. Donati G, Bollen A, Borgognini-Tarli SM, Ganzhorn JU. Feeding over the 24-h cycle:dietary flexibility of cathemeral collared lemurs (*Eulemur collaris*). Behav Ecol and Sociobiol. 2007; 61(8):1237–1251.
89. Nishida T. Local differences in responses to water among wild chimpanzees. Folia Primatol. 1980; 33(3):189–209. https://doi.org/10.1159/000155934 PMID: 7429373
90. Pruetz JD. Evidence of cave use by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal:implications for thermoregulatory behavior. Primates. 2007; 48(4):316–319. https://doi.org/10.1007/s10329-007-0038-1 PMID: 17624495
91. Lapuente J, Hicks TC, Linsenmair KE. Fluid dipping technology of chimpanzees in Comoe´ National Park, Ivory Coast. Am J Primatol. 2017; 79(5):e22628. https://doi.org/10.1002/ajp.22628 PMID: 28002878
92. Lanjouw A. Behavioural adaptations to water scarcity in Tongo chimpanzees. Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos; 2002. p. 52–60.
93. Patz JA, Hulme M, Rosenzweig C, Mitchell TD, Goldberg RA, Githeko AK, et al. Regional warming and malaria resurgence. Nature. 2002; 420(6916):627–628. https://doi.org/10.1038/420627a PMID: 12478282
94. Taylor RG, Mileham L, Tindimugaya C, Majugu A, Muwanga A, Nakileza B. Recent glacial recession in the Rwenzori Mountains of East Africa due to rising air temperature. Geophys Res Lett. 2006; 33(10).
95. Diem JE, Hartter J, Salerno J, McIntyre E, Grandy AS. Comparison of measured multi-decadal rainfall variability with farmers' perceptions of and responses to seasonal changes in western Uganda. Reg Environ Change. 2017; 17(4):1127–1140.
96. Erkert HG. Diurnality and nocturnality in nonhuman primates: comparative chronobiological studies in laboratory and nature. Biol Rhythm Res. 2008; 39(3):229–267.

97. Donati G, Lunardini A, Kappeler PM. Brown lemurs (*Eulemur fulvus rufus*) in the Kirindy forest/CFPF. New Directions in Lemur Studies; 2012. p. 119.
98. Vessey SH. Night observations of free-ranging rhesus monkeys. Am J Phys Anthropol. 1973; 38(2):613–619. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330380276 PMID: 4632112
99. Masi S, Mundry R, Ortmann S, Cipolletta C, Boitani L, Robbins MM. The influence of seasonal frugivory on nutrient and energy intake in wild western gorillas. PLoS One. 2015; 10(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129254 PMID: 26154509
100. Hamilton A, Taylor D, Vogel JC. Early forest clearance and environmental degradation in south-west Uganda. Nature. 1986; 320(6058):164–167.
101. Mikich SB, Liebsch D. Damage to forest plantations by tufted capuchins (*Sapajus nigritus*): too many monkeys or not enough fruits?. For Ecol Manage. 2014; 314:9–16.
102. Tweheyo M, Hill CM, Obua J. Patterns of crop raiding by primates around the Budongo Forest Reserve, Uganda. Wildlife Biol. 2005; 11(3):237–247.
103. Rode KD, Chiyo PI, Chapman CA, McDowell LR. Nutritional ecology of elephants in Kibale National Park, Uganda, and its relationship with crop-raiding behaviour. J Trop Ecol. 2006; 22(4):441–449.
104. Strum SC. Prospects for management of primate pests. Revue d'e´cologie. 1994.
105. Hill CM. Primate crop feeding behavior, crop protection, and conservation. Int J Primatol. 2017; 38 (2):385–400.
106. Goodall JM. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. Ann NY Acad Sci. 1962; 102 (2):455–467. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1962.tb13652.x PMID: 13949060
107. Siegel JM. Clues to the functions of mammalian sleep. Nature. 2005; 437(7063):1264–1271. https:// doi.org/10.1038/nature04285 PMID: 16251951
108. Starr C, Nekaris KAI, Leung L. Hiding from the moonlight: luminosity and temperature affect activity of Asian nocturnal primates in a highly seasonal forest. PLoS One. 2012; 7(4).
109. Delm MM. Vigilance for predators: detection and dilution effects. Behav Ecol and Sociobiol. 1990; 26 (5):337–342.
110. Hamilton WD. Geometry for the selfish herd. J Theor Biol. 1971; 31(2):295–311. https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5 PMID: 5104951
111. Boesch C, Head J, Tagg N, Arandjelovic M, Vigilant L, Robbins MM. Fatal chimpanzee attack in Loango National Park, Gabon. Int J Primat. 2007; 28:1025–1034.
112. Hockings KJ. The crop-raiders of the sacred hill. In The chimpanzees of Bossou and Nimba. Springer, Tokyo.2011:211–220.
113. Williams JM, Pusey AE, Carlis JV, Farm BP, Goodall J. Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. Anim Behav. 2002; 63(2):347–360.
114. Wallace MT, Barry CT, Zeigler-Hill V, Green BA. Locus of control as a contributing factor in the relation between self-perception and adolescent aggression. Aggress Behav. 2012; 38(3):213–221. https:// doi.org/10.1002/ab.21419 PMID: 22531997

115. Hendry AP, Gotanda KM, Svensson EI. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. 2017.
116. Chamberlain DE, Cannon AR, Toms MP, Leech DI, Hatchwell BJ, Gaston KJ. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. Ibis. 2009; 151(1):1–18.
117. Meillere A, Brischoux F, Parenteau C, Angelier F. Influence of urbanization on body size, condition, and physiology in an urban exploiter: a multi-component approach. PLoS One. 2015; 10(8).
118. Hockings KJ, McLennan MR, Carvalho S, Ancrenaz M, Bobe R, Byrne RW, et al. Apes in the Anthropocene: flexibility and survival. Trends Ecol Evol. 2015; 30(4):215–222. https://doi.org/10.1016/j.tree. 2015.02.002 PMID: 25766059
119. Cibot M, Guillot J, Lafosse S, Bon C, Seguya A, Krief S. Nodular worm infections in wild non-human primates and humans living in the Sebitoli area (Kibale National Park, Uganda): do high spatial proximity favor zoonotic transmission?. PLoS Negl Trop Dis. 2015; 9(10):e0004133. https://doi.org/10.1371/ journal.pntd.0004133 PMID: 26451592
120. Krief S, Berny P, Gumisiriza F, Gross R, Demeneix B, Fini JB, et al. Agricultural expansion as risk to endangered wildlife: pesticide exposure in wild chimpanzees and baboons displaying facial dysplasia. Sci Total Environ. 2017; 598:647–656. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.113 PMID: 28454037
121. Lacroux C, Guma N, Krief S. Facial dysplasia in wild forest olive baboons (*Papio anubis*) in Sebitoli,Kibale National Park, Uganda: use of camera traps to detect health defects J Med Primatol. 2019; 48 (3):143–153. https://doi.org/10.1111/jmp.12408 PMID: 30941780
122. Spirhanzlova P, Fini JB, Demeneix B, Lardy-Fontan S, Vaslin-Reimann S, Lalere B, et al. Composition and endocrine effects of water collected in the Kibale National Park in Uganda. Environ Pollut. 2019; 251:460–468. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.006 PMID: 31103006

Supplementary information

Table S1. Ethogram of chimpanzees' main activity recorded in the clip.

Behavior	Description
Travelling	Locomotion, excluding the below behaviors
Sitting	Sit on the floor, some movement of head and/or limbs
Standing	Stand on the floor, some movement of head and/or limbs
Resting	Flat on floor, some movement of head and/or limbs
Grooming	Picking through the fur of self or another individual with hand and/or mouth
Feeding	Feeding behavior including searching for/manipulating wild items
Cropfeeding	Collecting or feeding on maize comb or stem, moving or sitting while carrying maize in hand and/or mouth
Other	Behavior that does not fit above categories (e.g. looking at the camera, drinking water, displaying …)

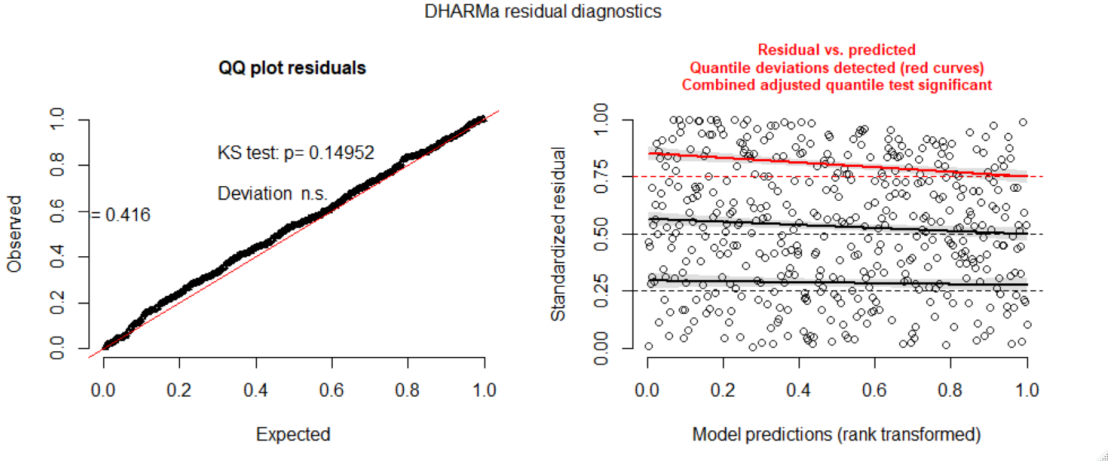
Table S2. Data of clips with individual information.

Table S3. Daily data on meteorological information, FAI and maize.

Figure S1. Graphics of the residual diagnostics for the two generalized linear models and the DFBetas results

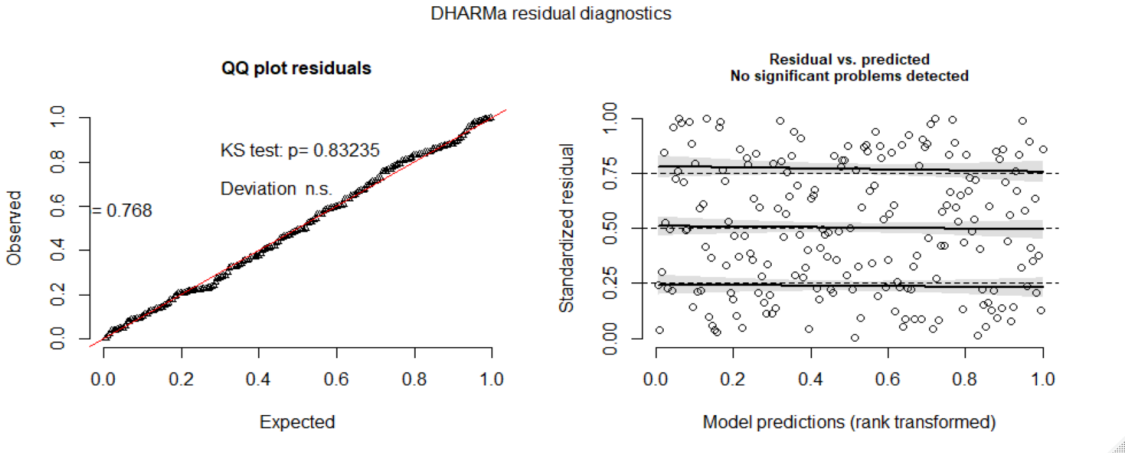
Forest model: PresenceForest ~ Temperature.z + Rainfall.log.z + Moon.illumination.z + FAI.z + Maize, offset= NumberCT.z

DFBetas	Estimate	Min	Max
Intercept	-3.08348	-3.12305	-3.01184
Temperature.z	0.46419	0.40668	0.55010
RainfallLog.z	-0.34002	-0.38010	-0.28456
Moon.illumination.z	-0.04649	-0.08076	-0.01685
FAI.z	0.09787	0.03472	0.15323
Maize	0.58084	0.45126	0.68194



Garden model: PresenceGarden ~ Temperature.z + Rainfall.log.z + Moon.illumination.z + FAI.z, offset= NumberCT.z

DFBetas	Estimate	Min	Max
Intercept	-2.21987	-2.24251	-2.16700
Temperature.z	0.67374	0.60427	0.75689
RainfallLog.z	-0.18931	-0.23651	-0.02157
Moon.illumination.z	-0.07688	-0.12409	-0.01855
FAI.RF.z	0.25276	0.20187	0.29369



ABSTRACT

Each evening, chimpanzees (*Pan troglodytes*) build a sleeping platform called a "nest" by intertwining tree branches. In the communities studied, individuals appear to be selective about the tree species used. The objectives of this study are to determine whether chimpanzees prefer species that (i) repel insects and acarids, a source of nuisance and potential pathogen vectors, and/or (ii) provide comfortable and stable structures. To address this question, we studied nest building behavior in the one hundred chimpanzee community at Sebitoli in Kibale National Park, Uganda between January 2016 and July 2021. For the 2291 nests built by 51 chimpanzees, we were able to show that several aspects associated with nest building are influenced by weather conditions and/or the individual involved (age, sex, estrus). Thus, males build longer and thicker nests, lower down, in thinner trees, and in larger, central areas than females. At the same time, during the rainy season, individuals build in wider trees and on low elevation sites, close to water and on less steep slopes than during the dry season. However, the choice of tree species for nest building is homogenous within the community and between seasons. The chimpanzees observed are selective and use 54 tree species, 10 of which account for more than 80% of nests. In addition, trapping of 2200 mosquitoes over 72 nights and 470 ticks collected with three methods over 47 days in this habitat show that chimpanzees are potentially exposed to insect and acarids nuisance during the night. In addition, of the seven species of ticks collected and identified, some carried pathogens including two genera of piroplasmids and four genera of bacteria identified by molecular detection. The properties of the ten most commonly used tree species for nesting were therefore compared to ten species that were abundant in their environment but not favored. A review of the literature indicates that many biological and ethnomedicinal properties are recognized in the tree species present in chimpanzee habitat, most notably in the leaves of species used for nesting. Of the essential oils in the leaves of the 20 tree species, seven species used for nesting and three species in the habitat exhibit repellent activities against females of the African mosquito, *Anopheles gambiae*. In addition, their biomechanical characteristics such as leaf density, foliar unit form and branch stiffness were measured. The results of a decision tree including physical and chemical properties of tree species show that chimpanzees choose tree species with medium-sized and elongated leaf units and high leaf density. In addition, eight tree species with such mechanical properties also have mosquito repellent activity, making them mechanically and chemically "comfortable." This multidisciplinary work helps explain some of the selectivity of chimpanzees in the Sebitoli community and suggests that the repertoire of preferred tree species may be transmitted as a cultural trait. Further studies in other nearby communities would be needed. Furthermore, this study highlights the importance of protecting endemic plant species that may be useful not only to chimpanzees but also to local populations and public health actors in their search for new medicinal compounds in a "One Health" approach.

RÉSUMÉ

Chaque soir, les chimpanzés (*Pan troglodytes*) construisent une plate-forme de sommeil appelée "nid" en entrelaçant des branches d'arbres. Dans les communautés étudiées, les individus semblent être sélectifs quant aux espèces d'arbres utilisées. Les objectifs de cette étude sont de déterminer si les chimpanzés préfèrent des espèces qui (i) repoussent les insectes et les acariens, source de nuisances et vecteurs potentiels de pathogènes, et/ou (ii) offrent des structures confortables et stables. Pour répondre à cette question, nous avons étudié le comportement de construction de nid dans la communauté comptant une centaine de chimpanzés à Sebitoli dans le Parc National de Kibale, en Ouganda entre Janvier 2016 et Juillet 2021. Pour les 2291 nids construits par 51 chimpanzés, nous avons pu montrer que plusieurs aspects associés à la construction des nids sont influencés par les conditions météorologiques et/ou l'individu impliqué (âge, sexe, œstrus). Ainsi les mâles construisent des nids plus longs et épais, plus bas, dans des arbres plus fins et sur des zones plus grandes et centrales que les femelles. En parallèle, pendant la saison des pluies, les individus construisent dans des arbres plus larges et sur des sites de basse altitude, proche d'un point d'eau et sur des pentes moins fortes que pendant la saison sèche. Pourtant, le choix des espèces d'arbres pour construire un nid est homogène au sein de la communauté et entre les saisons. Les chimpanzés observés sont sélectifs et utilisent 54 espèces d'arbres dont 10 représentent plus de 80% des nids. Par ailleurs, le piégeage des 2200 moustiques en 72 nuits et des 470 tiques collectées avec trois méthodes en 47 jours dans cet habitat, montrent que les chimpanzés sont potentiellement exposés à des nuisances par des insectes et acariens durant la nuit. De plus, parmi les sept espèces de tiques collectées et identifiées, certaines étaient porteuses d'agents pathogènes incluant deux genres de piroplasmes et quatre genres de bactéries identifiées par détection moléculaire. Les propriétés des dix espèces d'arbres les plus utilisées pour les nids ont donc été comparées à dix espèces abondantes dans leur environnement mais non favorites. Une revue de la littérature indique que de nombreuses propriétés biologiques et ethnomédicinales sont reconnues dans les espèces d'arbres présentes dans l'habitat des chimpanzés, plus particulièrement dans les feuilles des espèces utilisées pour les nids. Parmi les huiles essentielles des feuilles des 20 espèces d'arbres, sept espèces utilisées pour les nids et 3 espèces de l'habitat présentent des activités répulsives contre les femelles du moustique africain, *Anopheles gambiae*. Par ailleurs, leurs caractéristiques biomécaniques telles que la densité foliaire, la forme des unités foliaires et la rigidité des branches ont été mesurées. Les résultats d'un arbre de décision incluant les propriétés physiques et chimiques des espèces d'arbres montrent que les chimpanzés choisissent des espèces d'arbres avec des unités foliaires de taille moyenne et allongées et une forte densité foliaire. De plus, huit espèces d'arbres présentant de telles propriétés mécaniques ont également une activité répulsive contre les moustiques, ce qui les rend mécaniquement et chimiquement « confortables ». Ce travail multidisciplinaire permet d'expliquer une partie de la sélectivité des chimpanzés de la communauté de Sebitoli et suggère que le répertoire d'espèces d'arbres favorites pourrait être transmis comme un trait culturel. Des études complémentaires dans d'autres communautés voisines seraient nécessaires. En outre, cette étude souligne l'importance de protéger les espèces végétales endémiques qui peuvent être utiles non seulement aux chimpanzés mais aussi aux populations locales et aux acteurs de la santé publique dans leur recherche de nouveaux composés médicinaux dans une approche « Une seule santé ».